THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS
LIBRARY

589.3
O18
v.2
Cop 2

Digitized by the Internet Archive
in 2011 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

http://www.archive.org/details/morphologieundbio02oltm

MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE

DER

ALGEN

VON

DR. FRIEDRICH OLTMANNS
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT FREIBURG I. BR.

ZWEITER BAND

ALLGEMEINER TEIL

MIT 3 TAFELN UND 150 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1905.

Alle Rechte vorbehalten.

589.3
Ol8
v.2

VORWORT.

Dem, was ich im ersten Bande meines Buches einleitend bemerkte, habe ich kaum noch etwas hinzuzufügen. Von verschiedenen Seiten bin ich auf Versehen, auf das Fehlen einzelner Literaturnachweise usw. aufmerksam gemacht worden. Dafür bin ich sehr dankbar und ich würde mich freuen, wenn es in noch größerem Umfange geschehen möchte. Sollte dem Buch eine zweite Auflage beschieden sein, dann wird Versäumtes nachgeholt werden.

Zu ganz besonderem Dank bin ich noch Herrn Dr. Peter Claussen verpflichtet. Er hat nicht bloß das Register hergestellt, sondern mich auch beim Lesen der Korrekturen mit großer Sorgfalt unterstützt.

Freiburg, im Juli 1905.

Oltmanns.

421738

Inhaltsübersicht des allgemeinen Teiles.

Seite

I. Das System der Algen . . . 3
Heterocontae 6
Cryptomonadineae-Peridineae . 6
Acontae 8
Volvocales 9
Protococcales 10
Ulotrichales 11
Bangiales 12
Oogame Ulotrichales 13
Chaetophoreen-Reihe 13
Siphonocladiales 14
Siphonales 15
Rhodophyceae 17
Chrysomonadineae 18
Phaeophyceae 19
Phaeosporeae 19
Akinetosporeae 21
Cyclosporeae 21

II. Die Entwickelung der Fortpflanzungsorgane 24
1. Schwärmer 24
Feinerer Bau derselben . . 24
Entwickelung derselben . 26
Entleerung derselben . . . 33
2. Spermatozoiden und Spermatien 37
3. Entwickelung des Eies . . . 44
4. Befruchtung 58
5. Homologien 69

III. Die Algenzelle 74
1. Zellwand 74
2. Zellinhalt 87
Protoplasma 87
Zellkerne 89
Centrosomen 91
Karyoide 91
Chromatophoren 93
Vakuolen 126

Seite

IV. Die Ernährung der Algen . . 132
1. Anorganische Nährstoffe . . 133
2. Der Gasaustausch 139
3. Die Atmung 143
4. Die Assimilation des Kohlenstoffes 144
5. Assimilate und Reservestoffe 147
Stickstofffreie 147
Stickstoffhaltige 154
6. Organische Nahrung 155

V. Die Lebensbedingungen . . 165
1. Das Substrat 165
2. Wasserbewegung 167
3. Die Zusammensetzung des Mediums 173
4. Die Temperatur 186
5. Das Licht 190

VI. Vegetationsperioden 201
1. Benthos 201
2. Plankton 206
3. Ursachen der Periodizität . 208
4. Dauerzustände 209

VII. Reizerscheinungen 220
1. Richtungsreize 220
Phototaxis und Phototropismus 220
Geotaxis und Geotropismus 226
Chemotaxis 227
Thermotaxis und Thermotropismus 228
Berührungsreize 228
2. Formative Reize 231
Beeinflussung der Vegetationsorgane durch die Außenwelt 231
Die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Außenwelt 248

Seite

VIII. Polymorphismus 265

IX. Generationswechsel 269

X. Anpassungen 276
1. Strauch- und Baumform . . 276
2. Gallertbüsche 280
3. Peitschenformen 282
4. Netzalgen 284
5. Blattformen 285
6. Sackformen 292
7. Dorsiventrale Algen 292
8. Polster, Scheiben und Krusten 293
9. Epiphyten, Endophyten und Parasiten 304
10. Plankton 337
11. Algen außerhalb des Wassers 352
12. Symbiose 356
Flechten 356
Symbiose von Algen und Tieren 361

XI. Hilfsmittel und Arbeitsmethoden 376
1. Arbeitsstätten 376
2. Der Fang 377
3. Transport 385
4. Die Kultur der Algen . . . 385
5. Mikroskopische Beobachtung 392
6. Physiologische Versuche . . 393

Personenregister 397
Sachregister 407

II.

Allgemeiner Teil.

I. Das System der Algen.

(Vgl. die Übersichten.)

Erstnachdem Pringsheim, Thuret und Bornet ein entwickelungsgeschichtliches Studium der Algen, de Bary ein solches der Pilze in die Wege geleitet, konnte man mit einigem Erfolg über Verwandtschaften in diesen Gruppen diskutieren und den Versuch zu einem natürlichen System der Thallophyten wagen. So häuften sich denn die Entwürfe zu einem solchen in den siebziger Jahren des vorigen Jahrhunderts; speziell Cohn, Sachs u. a. unternahmen es bekanntlich, die Wand einzureißen, welche alte Systematiker zwischen Algen und Pilzen scheinbar fest errichtet hatten. Der Versuch war sicher dankenswert, weil Farblosigkeit allein nicht die Pilznatur bekundet; allein jene Autoren gingen sicher zu weit, wenn sie die Modalitäten der Fortpflanzung zum höchsten Einteilungsprinzip erhoben und auf diesem Wege z. B. Conjugaten und Mucorinen in eine Gruppe vereinigten. Das aufgestellte System war zweifellos sehr künstlich, die Grundlagen desselben aber finden vereinzelt noch heute Anerkennung, ist es doch van Tieghem gelungen, Siphoneen und Volvocineen wegen ähnlicher sexueller Fortpflanzung in eine Gruppe zu vereinigen.

Cohn's System erregte bald Bedenken, und solche kamen besonders in den Arbeiten von de Bary und Gobi zum Ausdruck. Ohne zu leugnen, daß mannigfache Beziehungen zwischen Algen und Pilzen denkbar oder wahrscheinlich seien, rekonstruierten diese und andere Forscher die beiden großen Thallophyten-Gruppen, und de Bary betonte speziell: die Chlorophyceen bilden die Hauptreihe der Algen, welche sich in die Archegoniaten fortsetzt, während Phaeo- und Rhodophyceen als blind endigende Nebenreihen anzusprechen sind. Indem man meistens den Beginn der Phaeophyceen-Reihe zweifelhaft ließ, versuchte man den Anschluß der Florideen an Coleochaete und suchte den Ursprung der grünen Algen, wie das besonders bei Gobi ausgesprochen wird, bei Pleurococcus-ähnlichen Formen oder bei Protococcaceen u. a. (Bennett). De Bary's und Gobi's Auffassungen wurden vielfach geteilt und der Grundgedanke: systematische Trennung von Algen und Pilzen kehrt bis auf den heutigen Tag in allen Hand- und Lehrbüchern wieder; auch sonst klingen manche neueren Versuche, ein System der Algen zu begründen, an jene älteren Essay's an, z. B. der von Chodat über die grünen Algen. Er geht zwar nicht auf Pleurococcus, wohl aber, ähnlich wie Bennett, auf Protococcus resp. Palmellen zurück und leitet von diesen nicht bloß alle Fadenalgen, sondern auch die Volvocinen her. Ich kann ihm nicht ganz beipflichten. Chodat scheint mir die Bedeutung der Palmellazustände, die nach ihm Rückschläge wären, zu überschätzen.

In den älteren Systemen spielte die Farbe der Algen eine nennenswerte Rolle, und das ging so weit, daß z. B. Gobi die Diatomeen glatt den Phaeophyceen einverleibte. Nun ist unbestreitbar, daß die Färbung

in mehr als einem Falle den Wegweiser für richtige Unterbringung gewisser Formen abgegeben hat, allein man darf sich doch kaum bloß auf diese verlassen, wie es Gobi bezüglich der Bacillariaceen tat. Auch sonst hat die »Farbensystematik« manche Bedenken wach gerufen, und besonders Schmitz hat dieselbe energisch bekämpft, indem er den zweifellos beachtenswerten Versuch machte, die Bangiaceen von den Florideen loszulösen (mit denen sie besonders Berthold vereinigte) und sie den Chlorophyceen zuzuweisen. Ging nun Schmitz mit seinen Änderungsvorschlägen des alten Systems von seiner Lieblingsfamilie, den Florideen aus, so wurden für andere Forscher die neueren Untersuchungen über Flagellaten, die wir Bd. 1, 19 erwähnten, der Ausgangspunkt für neue Spekulationen. Schon Gobi sprach auf Grund Woronin'scher Forschungen Chromophyton als Stammpflanze der Phaeosporeen an, Wille stellte in seiner Bearbeitung der Chlorophyceen die niederen Volvocinen und nicht nach altem Muster die Protococcaceen an den Anfang der Grünalgenreihe, indem er ausdrücklich auf Flagellaten als Verwandte hinwies; aber ganz erheblich mehrten sich die Versuche, Flagellaten und Algen zu verknüpfen, seit Klebs seine Flagellatenstudien publizierte und seit Lagerheim die Chloramoeba beschrieb. Von ihm wie von seinen Schülern Luther und Bohlin ist daraufhin der Versuch gemacht worden, aus der großen Chlorophyceen-Gruppe gewisse Formen (die Heterocontae) zu isolieren und für sie direkte Beziehungen unter den Flagellaten zu finden: Scherffel unternahm später ähnliches für die Phaeophyceen. Daraus ergibt sich dann von selber die Annahme, daß nicht einmal die bislang als Chorophyceen zusammengefaßten Algen monophyletischen Ursprunges seien, sondern daß sie auf differente Flagellaten als Ahnen zurückgehen. Die Frage würde dann nur sein, ob die Protisten, welche den grünen Algen, event. auch den braunen usw. den Ursprung gaben, gemeinsamen Stammes sind.

Zu den Erörterungen der schwedischen Forscher haben sich andere von Blackman, Rosen, Scherffel, Rostafinski, Winter, Bennett, Sachs, Wettstein u. a. gesellt, die ich hier nicht weiter bespreche. Es ist ohnehin kaum die Möglichkeit vorhanden, Vollständiges zu bieten, weil gerade in dieser Richtung manches nicht bloß in Lehr- und Handbüchern, sondern auch in gelegentlichen Bemerkungen zu irgendwelchen anderen Schriften unauffindbar vergraben ist. Außerdem kann nur ein sehr eingehender Vergleich richtig würdigen, was die einzelnen Autoren Neues geschaffen.

Was ich soeben erwähnte, sollte nur zeigen, woher wenigstens ein Teil von dem stammt, was ich hier über die Verwandtschaften vorzubringen gedenke, ohne über alle einzelnen Differenzen von anderen Autoren einzeln zu verhandeln. Der Leser wird bereits aus den Kapiteln über die Familien ersehen haben, daß ich mich dem Grundgedanken in der Auffassung der nordischen Autoren anschließe.

Folgen wir den von jenen gegebenen Anregungen, so tritt für uns bei Abgrenzung der großen Verwandtschaftskreise die Frage, ob iso- ob oogam oder karpospor usw., die einst Cohn und Sachs besonders bewegte, erheblich in den Hintergrund. Wir bringen zusammen und halten für verwandt alle Algen, deren Zellenbau harmoniert, deren Chromatophoren gleiche oder ähnliche Farbstoffe führen und gleiche oder ähnliche Assimilate liefern, außerdem ziehen wir die Form der Schwärmzellen zu Rate und suchen diejenigen Algen zusammen, deren Zoosporen resp. Gameten gleich gestaltet sind; in der Schwärmerform sehen wir einen Atavismus und suchen für jede Algengruppe nach Flagellaten, welche zeitlebens eine den Schwärmern jener entsprechende Form besitzen.

Damit verlegen wir die Wurzel der verschiedenen Stämme in das Reich der Protisten und lassen aus diesen differente Reihen aufsteigen, die mit Flagellaten beginnen und mit echten Algen endigen, wir verzichten aber darauf, genau zu präzisieren, wo die Grenze zwischen Algen und Flagellaten sei; das ist oft ganz unmöglich, und zudem ist es für denjenigen, der unserer Auffassung folgt, relativ irrelevant. Übrigens soll gelegentlich der Besprechung der Volvocinen darüber noch einiges gesagt werden.)

Erst innerhalb der auf obigem Wege gebildeten Reihen wird nach der Sexualität gefragt. Dies geschieht unter der Annahme, daß der Geschlechtsakt nicht die Errungenschaft einer einzigen Familie unter den Algen oder Pilzen sei, von welcher er dann auf alle anderen übergegangen wäre, sondern daß die Sexualität in verschiedenen Verwandtschaftskreisen wiederholt und unabhängig entstand. Daraus folgt dann weiter, daß sich in jeder großen Gruppe ein Fortschritt von einer vielleicht anfänglich noch dürftigen Isogamie zur Oogamie vollzogen habe.

Unsere Auffassung wird natürlich Zweifel, Bedenken und Widerspruch hervorrufen. Dazu sind ja nun einmal Hypothesen da. Im übrigen aber möchte ich betonen, daß eine selbständige Herausbildung des Sexualaktes in verschiedenen Gruppen heute von wenigen Botanikern bezweifelt werden dürfte. Mir scheint es z. B. für die Phaeophyceen, (bei denen man ja auch schon lange die Gleichartigkeit der Schwärmer betont hat), für die Volvocinen usw. direkt notwendig, derartiges anzunehmen. Wird das aber zugegeben, dann kann man Cohn und Sachs nicht mehr folgen, dann muß man, wie es in diesem Buche geschah, die Isogamie und Oogamie zu einem Einteilungsprinzip und Verwandtschaftsmerkmal zweiten Grades degradieren: man wird sie aber mit besonderem Erfolg in den größeren Gruppen verwenden.

Freilich, auch die oben angeführten Merkmale können mißbraucht werden, und fast will es mir scheinen, als ob einige Forscher das von Schmitz so verpönte Farbensystem mit Hilfe der oben erwähnten Grundsätze allerdings in beschränktem Maße wieder aufleben ließen. Man wird jedoch niemals ein einziges Organ der Zelle bei den uns beschäftigenden Fragen in den Vordergrund stellen dürfen, und es wäre z. B. sicher unrichtig, grüne Peridineen von den braunen nur wegen der Farbe zu trennen. Immer kommt der gesamte Zellenbau in Frage, und ich glaube allerdings, daß man unter allseitiger Berücksichtigung desselben zu brauchbaren Resultaten gelangen kann.

Über Tasten im Dunkel oder Halbdunkel, über primitive Versuche zur Begründung eines Algensystems kommen wir freilich auch heute noch kaum hinaus, und es wird gut sein, nicht bloß das zuzugestehen, sondern auch anzuerkennen, daß das fast berüchtigte systematische Gefühl trotz aller Wünsche, die auf seine Beseitigung abzielen, noch immer ein Wörtlein mitrede. Beseitigt werden kann dasselbe aber nur durch vielfache experimentelle Untersuchungen, und ich meinerseits glaube, daß gerade die niedersten Algen und die Flagellaten ein energisches Studium lohnen werden: nur durch ihre Kenntnis werden wir vermutlich das Dunkel der verwandtschaftlichen Beziehungen zu erhellen in der Lage sein.

Wenn ich es jetzt im folgenden unternehme, die Beziehungen der verschiedenen Gruppen zu einander klarzulegen, so möge man, ich betone es nochmals, das Ganze als einen Versuch ansehen, der keinerlei Anspruch darauf erhebt, alle Fragen definitiv zu erledigen; ich bin zufrieden, wenn ich auch nur zu einigen neuen Untersuchungen die Anregung gebe.

Heterocontae.

Aus der alten Gruppe der Chlorophyceen wird man mit den bereits erwähnten schwedischen Forschern die Heterocontae als selbständigen Stamm (vgl. Wettstein) herausschälen müssen. Die Formen, welche wir in Bd. 1, 19 in Zusammenhang brachten, haben alle gelbgrüne, pyrenoidlose Chromatophoren mit relativ viel Xanthophyll, sie führen Öl oder lösliche Kohlehydrate als Assimilationsprodukt. Die noch amöboid beweglichen Schwärmer haben in allen genau untersuchten Fällen zwei ungleiche Geißeln; in anderen wird eine angegeben, niemals aber dürften sich zwei gleichlange Cilien vorfinden, und dadurch unterscheiden sich die Heterocontae scharf von Ulothrix, Protococcoideen usw., mit denen sie sonst immer zusammengebracht wurden.

Niedrigste Form ist zweifellos Chloramoeba. Alle anderen kann man nach einem mehrfach, z. B. von Goebel, gebrauchten Ausdruck als eingekapselte Flagellaten bezeichnen, deren Zellen damit natürlich zur Ruhe verwiesen werden. Die Einkapselung ist sehr verschieden, sie erinnert bei Chlorosaccus an Tetraspora und Chromulina mucicola, bei Sciadium an Dinobryon, bei Conferva gar an Desmidiaceen, ohne daß daraus auf Verwandtschaft zu schließen wäre.

Sind die Chlorotheciaceen durch ihre Sexualität wohl die höchststehenden Heterocontae, so ist Botrydium nach einer anderen Seite hin — vegetativ — am weitesten entwickelt. Seine Einfügung in die Heterocontengruppe wird am meisten beanstandet werden, und zwar wegen der Vielkernigkeit der großen Zelle. Diesen Gegengrund kann ich aber nicht anerkennen. Auch Ophiocytium ist mehrkernig, und solche Eigenschaft allein stempelt eine Alge nicht zur Siphonee, denn sonst müßte man z. B. auch Hydrodictyon zu den Schlauchalgen rechnen. Das ist aber kaum jemals geschehen. Immerhin ist wohl Botrydium vorläufig die zweifelhafteste Heteroconte.

Cryptomonadineae-Peridineae.

Den Chloromonadinen parallel geht die Reihe der Cryptomonadinen, die man vielleicht mit der oben beschriebenen Cyanomonas und Zooxanthella anfangen lassen kann. Beide Formen haben an dem schräg gestutzten Vorderende, das zwei gleichgestaltete Geißeln trägt, eine ganz schwache Vertiefung, und ich meine, man könne wohl annehmen, daß diese sich zu dem Schlunde weiter entwickelt habe, den wir bei den echten Cryptomonaden wahrnehmen.

Auch Bütschli nimmt eine Verwandtschaft der Zooxanthellen mit den Cryptomonaden an. Klebs will diese dann an Chrysomonaden anschließen, während Senn farblose Formen, wie Amphimonas als Vorfahren der Cryptomonaden in Anspruch nimmt. Man könnte aber die Hypothesen noch vermehren und Zooxanthella wie Cyanomonas auf einen gemeinsamen Stamm mit Polyblepharis, also mit den Volvocinen zurückführen. Die Sache ist diskutabel, weil die fraglichen Formen weder Öl noch Leucosin, sondern Stärke oder stärkeähnliche Substanz als Assimilat bilden. Immerhin bleibt vorläufig der Ursprung der Cryptomonaden recht unsicher; ja, man wird vielleicht die Zusammengehörigkeit der erwähnten Formen an-

zweifeln, weil sie fast in allen Farben schillern; doch scheint mir das allein zunächst noch kein Trennungsgrund zu sein, solange sonst die Struktur der Zellen übereinstimmt.

Vielleicht setzen sich nun die Cryptomonaden nach oben hin in die Dinoflagellaten (Peridineen) fort, die im System so häufig hin und her geworfen sind, daß es nicht möglich ist, alle Erörterungen darüber zu erwähnen.

Will man die letzteren nicht ganz isoliert lassen, dann meine ich, müsse man Bütschli, dem auch Klebs u. a. zustimmen, folgen und dieselben hier einfügen.

Die Prorocentricae, von welchen man doch wird ausgehen müssen, weil sie der Urdinifere mutmaßlich am nächsten stehen, zeigen die Abflachung zweier Seiten ebenso wie die Cryptomonaden. Die Geißelspalte der ersteren ist auch bei den letzteren schon vorhanden, und Andeutungen von pusulenähnlichen Organen sind bei ihnen wie bei den nahe verwandten Euglenen schon zu finden. Vielleicht kann man auch Ähnlichkeiten in dem Fortsatz am Vorderende beider Gruppen herausbringen. Nicht unwesentlich scheint mir der Hinweis auf die Färbungen in beiden Gruppen. Es gibt in beiden alle Farben von grün bis gelb, braun und rot. Ob das auf Anwesenheit genau gleicher Farbstoffe beruhe, weiß ich freilich nicht.

Ebenso wahrscheinlich wie für manche Forscher aus dem eben Gesagten die Verwandtschaft der Cryptomonaden und Dinoflagellaten hervorgeht, ist nun für viele Autoren die Beziehung der Dinoflagellaten zu den Diatomeen und Conjugaten. Warming resp. Wille sprachen meines Wissens zuerst diesen Gedanken aus, Bütschli, Klebs, Schütt und viele andere haben ihn vielfach zustimmend diskutiert.

Ich meinerseits vermochte bis vor Kurzem an eine nahe Verwandtschaft der fraglichen Gruppen nicht zu glauben. Der Aufbau des Plasmaleibes differiert bei Diatomeen und Peridineen erheblich, die Pusulen usw. fehlen den ersteren völlig, die Chromatophoren haben durchaus differente Farbstoffe, vielleicht auch differente Produkte.

Aber die Membran! Da ist freilich eine gewisse morphologische Ähnlichkeit nicht zu verkennen; es muß aber doch darauf hingewiesen werden, daß z. B. die Gürtelbänder der Diatomeen fast immer anders gebaut sind, als die Gürtellinien der Peridineen, und daß sowohl die Teilungen als das Membranwachstum (vgl. 1, 37 und 1, 103) ganz anders verlaufen. Ohnehin ist die Zweischaligkeit einer Membran kein untrügliches Mittel zum Nachweis der Verwandtschaft; Phacotus bleibt eine Chlamydomonade trotz ihrer Zweischaligkeit (1, 147) und Conferva wird noch keine Conjugate wegen ihres Membranbaues.

Das alles schien zum mindesten nicht für die hier erörterten Verwandtschaftsbeziehungen zu sprechen, trotzdem sind sie diskutabel, denn Zederbauer zeigte in einer Arbeit, die im ersten Teile des Buches nicht mehr konnte berücksichtigt werden, daß Ceratium Hirundinella in ganz ähnlicher Weise kopuliert, wie manche Diatomeen und Conjugaten. Bestätigen sich des Verfassers Angaben, so wird man kaum umhin können, einen gemeinsamen Ursprung der letztgenannten Gruppen mit den Dinoflagellaten anzunehmen.

Acontae.

Zwischenglieder zwischen Diatomeen, Peridineen usw. fehlen; will man aber doch eine Hypothese über die Phylogenie dieser Gruppen aufstellen, so können wir uns wohl Flagellaten denken, welche bei gleichem Bau wechselnde Farben (grün, braun, rot) besaßen. Aus diesen mögen zunächst Cryptomonaden und Peridineen entsprungen sein, welche die Variabilität der Farben noch besitzen, viel später können sich aus der Urgruppe nicht bloß Diatomeen, sondern auch Conjugaten abgesondert haben, und bei dieser Gelegenheit hat sich vielleicht eine Trennung der Farben vollzogen, die nun in den beiden großen Abteilungen konstant geworden sind. Gehen wir so mit den fraglichen Familien weiter zurück auf Flagellaten, so wird es möglich, noch eine andere Ähnlichkeit als Verwandtschaft zu deuten. Ich meine gewisse Anklänge der Conjugaten an Chlamydomonaden. Auch in dieser Gruppe sehen wir häufig, daß (1, 146) der plasmatische Inhalt der Gameten die Membran deckelartig sprengt und erst dann kopuliert. Falkenberg u. a. haben schon auf diese Übereinstimmung aufmerksam gemacht.

Führen wir alle diese Gruppen auf eine oder wenige Urformen zurück, so würde man leicht annehmen können, daß in dieser letzteren schon die Tendenz zur Schalenbildung lag, welche indes nicht überall zur Geltung kam.

Man wird unsere Auffassung für gar zu kühn halten und mag damit auch ein wenig recht haben, allein es schien mir doch nützlich, einmal einen, wenn auch unvollkommenen, Versuch zu machen, um die Diatomeen und Conjugaten, deren extremste Formen so außerordentlich scharf ausgeprägt und im Zellenbau so stark differenziert sind, auf einfachere Zellen zurückzuführen, obwohl keine oder nur wenige heute noch vorhandene Zwischenformen das Schlagen einer solchen Brücke erleichtern.

Opponieren werden mir besonders diejenigen, welche eine Verwandtschaft von Diatomeen und Conjugaten überhaupt leugnen. Eine solche, die schon ältere und jüngere Autoren betonten, dürfte doch wohl durch die in 1, 55 erläuterten Tatsachen in ein ziemlich helles Licht gesetzt werden. Ausnahmsweise geben hier die Vorgänge der Kopulation ein brauchbares Vergleichsobjekt ab, und es scheint mir ganz unmöglich, die Gametenpaare der Mesotaenien einerseits, der Naviculeen andererseits als Dinge zu betrachten, die ohne verwandtschaftliche Beziehung in völlig heterogenen Gruppen entstanden wären. Man wird natürlich Navicula nicht einfach von Mesotaenium herleiten, sondern annehmen, wie schon oben angedeutet, daß Diatomeen wie Conjugaten auf eine gemeinsame, bislang unbekannte Basis zurückgehen. Leicht vorstellbar ist dann, daß die Kopulation zweier Gametenpaare, welche bei Closterien ja noch vorhanden ist, bei anderen Desmidiaceen und den Zygnemaceen aufgehört und der Vereinigung eines Paares Platz gemacht habe. Ebenso blieb auch bei den Diatomeen der Kopulationsmodus, den ich für den typischen halte, nicht überall bestehen; in Einzelfällen trat derselbe Prozeß ein wie bei den Desmidien, bei zahlreichen Gattungen aber wurde die Apogamie eingeführt und zwar, wie schon oben (1, 129) betont wurde, möglicherweise auf Grund der differenten Lebensweise pennater und zentrischer Formen. Wie und wo diese beiden Diatomeengruppen sich von einander trennten, ist vorläufig kaum zu sagen*).

*) Ohnehin wird manches von dem Besprochenen wieder zweifelhaft durch die Be-

Neben der Form der Sexualität ist auch die Zweischaligkeit der Diatomeen und Desmidiaceen als Beweis für ihre Verwandtschaft ins Feld geführt worden. Mit einem gewissen Recht; doch wird man auch hier Vorsicht walten lassen müssen, weil bei den Mesotaenien bislang derartiges nicht nachgewiesen wurde. Ohnehin nehmen wir an, daß die Vorfahren beider Gruppen nicht zweischalig waren, daß sich diese Eigenschaft erst sekundär und parallel entwickelte.

Volvocales.

Sind Conjugaten, Diatomeen usw. phylogenetische Schmerzenskinder, so gestaltet sich die Frage nach den Beziehungen der Volvocinen unter einander sowie zu anderen Stämmen relativ einfach.

Die niedrigsten Volvocinen sind sicher die Polyblepharideen; sie sind noch typische Flagellaten, darauf weisen die metabolischen Bewegungen, die Längsteilung, der Mangel an Sexualität unweigerlich hin; aber welchen anderen Flagellaten sie zu nähern seien, ist weniger klar. Die becherförmigen, mit Pyrenoid und Stärke begabten Chromatophoren fast aller Volvocinen verbieten eine direkte Verbindung mit den Chloro- und Chrysomonaden. Eher wäre an Cryptomonaden zu denken, und die Möglichkeit, durch Cyanomonas die Verbindung herzustellen, oder doch beide in einer gemeinsamen Urform wurzeln zu lassen, wäre vielleicht vorhanden.

Klarer ist die Verwandtschaft innerhalb der Gruppe. Von Polyblepharis kann man als Seitenzweig Chlorodendron und Prasinocladus ableiten, die in ähnlicher Weise seßhaft geworden sind wie Dinobryon oder Mischococcus. Der Hauptstamm führt empor zu Carteria, Chlamydomonas, Polytoma, Sphaerella und Chlamydoblepharis. Die Phaeoteen zweigen ein wenig seitwärts ab, in gerader Linie aber schließen sich an die Chlamydomonaden, Spondylomorum, Gonium und die übrigen Volvocinen mit Volvox als Endpunkt. Das ist bereits häufiger hinreichend begründet worden.

Diese Gruppierungen dürften die natürlichsten sein, und ich vermag u. a. Franzé's Auffassung nicht zuzustimmen, nach welcher die Chlamydomonaden sich von den Tetrasporeen herleiten, mir scheint mit anderen Autoren (Thuret, Wille) nur der umgekehrte Weg gangbar zu sein.

Ich stehe nicht an, die Chlamydomonas apiocystiformis (1, 145) als abgeleitete, sekundär festgeheftete Form aufzufassen, und ebenso bei der fast zeitlebens im Palmellastadium bleibenden Chl. Kleinii den beweglichen Zustand als den primären zu betrachten. Ist das der Fall, dann haben wir in den Tetrasporeen nur festgelegte Chlamydomonaden, die sich glatt an jene eben genannten Spezies anreihen. Durch die Bildung von Zoosporen und Gameten, sowie durch die Form des Chromatophors erinnern sie ebenfalls stark an Chlamydomonas und bilden im übrigen ein Seitenstück zu Chlorosaccus und Hydrurus.

Haben wir Polyblepharis als typische Flagellate bezeichnet, so stehe ich nicht an, Volvox für eine typische Alge zu halten (vgl. Maupas u. a.,

funde Karsten's an der Planktondiatomee Corethron Valdiviae Ber. d. d. bot. Ges. 1904). Hier bildet jede Zelle eine erhebliche Anzahl von Gameten, und solche von verschiedener Herkunft kopulieren mit einander. Die Beobachtungen sind noch nicht ganz lückenlos, hoffentlich gelingt es bald, sie zu vervollständigen. Man kann von ihnen nicht unwichtige Aufschlüsse über Leben und Verwandtschaften der Planktondiatomeen erwarten.

trotz des Einwandes mancher Zoologen, daß der Volvox dauernd beweglich sei. Das halte ich für nebensächlich. Wichtig dagegen ist mir, daß eine Fortpflanzung besteht, die, speziell in ihrer sexuellen Seite, diejenige von Oedogonium, Coleochaete, Vaucheria, Fucus u. a. fast kopiert. Wo finden sich bei Flagellaten solche Dinge? Damit ist aber gesagt, daß in den Volvocales eine der oben kurz gekennzeichneten Reihen vorliege, die zwar mit den Flagellaten beginnt, aber doch über deren Niveau emportaucht in die Region der Algen. Freilich, wie Ebbe und Flut wechseln, so wechseln auch die Meinungen über die Marke, welche man anbringen müsse, um Flagellaten und Algen zu scheiden. Zeitweilig schien ja ein Mittel der Abgrenzung beider Gruppen gegeben, indem Klebs zeigte, daß die Flagellaten Längsteilungen, die echten Algen aber Querteilungen ihrer Zellen erfahren. Allein in derselben Gattung Chlamydomonas kommen nach Dill Quer- und Längsteilungen sowie Verschiebungen der bereits gebildeten Wände vor. Danach ist dies Merkmal etwas unzuverlässig geworden, und ich finde auf Grund meiner ganzen Auffassung kein Bedürfnis, neue zu suchen.

Will man aber bei den Volvocinen absolut einen Strich ziehen, der Flagellaten und Algen »unweigerlich« trennt, dann würde ich persönlich empfehlen, die Polyblepharideen noch Flagellaten, die Chlamydomonaden aber schon Algen zu nennen, weil bei diesen letzteren eine Sexualität vorhanden ist, wie wir sie sonst bei Flagellaten nicht kennen.

Ganz ähnlich wie die eben behandelte Frage gestaltet sich diejenige nach Kolonie und Individuum, die hier nur gestreift werden soll. Die Einzelzellen der niederen Volvocales verketten sich bei den höheren Gliedern zu lose zusammenhängenden Massen, aus welchen jedes Element noch leicht lösbar ist (Kolonien), aber die Entwickelung schritt, zumal bei Volvox, vor zu einem Zellenstaat (vgl. Goebel, Organographie), in welchem eine Arbeitsteilung wie auch eine plasmatische Verkettung der Zellen durchgeführt und eine Polarität erzielt ist.

Sphondylomorum, Chlorodendron, ev. auch Tetraspora würde ich wohl noch eine Kolonie nennen, Volvox dagegen ein Individuum; ich glaube, Bütschli hat recht, wenn er sagt, Volvox sei so wenig eine Kolonie wie eine Gastrula oder eine Blastula. Im übrigen verweise ich auf die genannten Autoren, auf Klein, Kofoid u. a. (1, 163 ff.). Eine eingehende Diskussion der ganzen Frage liegt nicht in unserem Plane.

Protococcales.

Die Anfangsglieder des großen Protococcoideenstammes scheinen mir Formen wie Chlorosphaera oder Chlorococcum zu sein, und diese Gattungen weisen vermöge ihres becherförmigen Chromatophors mit dem charakteristisch gelegenen Pyrenoid auf Chlamydomonaden oder etwas niedriger stehende Flagellaten als Verwandte hin, von welchen sie sich im wesentlichen nur durch das mangelnde Bewegungsvermögen unterscheiden. Ob Chlorosphaera oder Chlorococcum den Volvocinen näher stehe, ist schwer zu sagen. Ich meinerseits würde auf Chlorosphaera raten, weil bei dieser einfache Längs(?)-teilungen vorkommen, welche bei Chlorococcum ganz fehlen (1, 170).

Letztere Gattung führt leicht zu Sykidion hinüber und macht auch das halbparasitische Chlorochytrium sowie Endosphaera verständlich; an sie kann man sicher Codiolum anreihen, und ich glaube ferner den Anschluß

von Phyllobium mit Klebs wagen zu sollen. Scotinosphaera könnte, falls sie keine anderen Fortpflanzungsorgane hat als die bislang bekannten, den Übergang vermitteln: wir hätten in dem sexuell gut differenzierten Phyllobium das Endglied einer Reihe, welcher sich Rhodochytrium ebenso einordnen mag wie Polytoma den Chlamydomonaden.

Durch die Bildung von kurzen Schläuchen und wegen der gelegentlich einsetzenden Querwände erinnert nun Phyllobium an Protosiphon, das Klebs nicht mit Unrecht hier anschließt. Die Vielkernigkeit ist, wie wir schon oben (s. Botrydium) erwähnten, kein Hinderungsgrund; dasselbe gilt für die Halosphaeraceae.

In die Gruppe der Protococcoideen werden auch meistens Hydrodictyon und Pediastrum gestellt, und ich glaube sie dort lassen zu sollen — freilich zum Teil nur in Ermangelung eines besseren Platzes. Die netzige Gestaltung des Chromatophors ist hier so wenig wie bei Protosiphon ein Hemmnis für die Vereinigung. Eine Fortbildung des alten Becherchromatophors ist ja sehr wohl denkbar, außerdem haben die Schwärmer keinen anderen Bau als die der Protococcaceen.

Coelastrum ist wohl eine Parallelbildung zu Hydrodictyon auf Grund schwebender Lebensweise; im übrigen aber darf es mit ihm nicht in dieselbe Familie gestellt werden, wie das oft geschah. Ich halte es für besser, Chlorella, Scenedesmus mit Coelastrum zu vereinigen (als Scenedesmaceen) und Chlorella als das Anfangsglied der Reihe zu betrachten. Ein Anschluß der letzteren an Chlorococcum scheint mir unvermeidlich. Hätte man es allein, wäre es kaum zu trennen. Der Zellenbau ist derselbe, und da schon bei diesen neben den Zoosporen Aplanosporen gefunden werden, wird man sich leicht vorstellen, wie Chlorella nur noch solche entwickelte. Scenedesmus und Coelastrum wären dann spezifisch weiter gebildete Chlorellen, angepaßt an bestimmte Lebensweise, aber zeitweilig noch in das Chlorellastadium zurückkehrend.

Über die in 1, 191 als Anhang zu den Protococcoideen aufgeführten Gattungen ist vorläufig kaum zu diskutieren, solange man nicht mehr von ihnen kennt.

Ulotrichales.

Ältere und neuere Autoren schließen Ulothrix an Chlorosphaera, Chlorococcum oder an irgendwelche andere »Palmellen« an. Tatsächlich braucht man sich ja auch nur vorzustellen, daß sich die Zellen der Chlorosphaeren, die sich ohnehin durch Querteilung vermehren, zu Fäden vereinigt haben, und deshalb halte ich den Weg für durchaus gangbar. Immerhin kann noch auf eine andere Möglichkeit hingewiesen werden: man könnte durch Vermittelung von Hormidium direkt auf Flagellaten zurückgreifen, welche auch die Vorläufer von Polyblepharis u. a. gewesen sein mögen. Dann wären Hormidium, Ulothrix usw. eingekapselte Flagellaten in demselben Sinne wie die Confervaceen, und beide Reihen gingen mit einander durchaus parallel.

Die Ulvaceen sind vermöge ihres Zellenbaues und ihrer Fortpflanzung sicher nahe mit den Ulotrichaceen verwandt, und es steht kaum etwas im Wege, sie als verbreiterte oder sonstwie unter Längsteilungen spezifisch entwickelte Ulotrichaceen zu betrachten. Freilich ganz unbestritten ist diese Auffassung nicht, und man muß auch die Möglichkeit einer anderen Ver-

knüpfung zugeben, nämlich mit den Tetrasporeen. Ulva könnte eine »gefestigte Tetraspora sein, welche die Fähigkeit verloren hat, einzelne Zellen direkt aus dem Verbande zu entlassen. Ich neige persönlich mehr der ersterwähnten Auffassung zu.

Neben den Ulotrichaceen und Ulvaceen könnte vielleicht auch den viel umhergeworfenen Prasiolaceen eine vorläufige Rast gewährt werden. Wir bezeichneten die unbeweglichen Fortpflanzungsorgane, wenigstens zum Teil, als Aplanosporen, weil sie bei ihrer Entstehung die Abrundung zeigen, die diesen Körpern fast immer zukommt. Damit ist gesagt, daß man die Prasiolaceen wohl an andere Algen anreihen müsse, die noch im Vollbesitz ihrer Schwärmer sind, aber auch doch selber schon Neigung zur Aplanosporenbildung verraten. Ulothrix scheint mir am nächsten zu liegen, obwohl zu betonen ist, daß die Chromatophoren nicht unwesentlich verschieden sind. Von fädigen Stammformen aber muß man wohl ausgehen, weil fast alle Prasiolaceen in den Jugendstadien fädig sind.

Lagerheim und Imhäuser leiten dagegen die Familie von verschiedenen Protococcaceen ab; das scheint mir weniger Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, verdient aber doch der Erwähnung, weil gerade hier noch recht vieles unklar ist.

Bangiales.

Lagerheim bezeichnet auf Grund einiger Andeutungen bei Bornet-Thuret und Schmitz die Organe der Prasiola, welche wir Aplanosporen nannten, als Tetrasporen. Darin kommt eine Anschauung über die systematische Stellung der Bangiales zum Ausdruck, die besonders in Schmitz einen energischen Verfechter gefunden hat. Nach ihm sind die Bangiales nicht bloß von den Florideen zu trennen, sondern auch den Prasiolaceen anzuschließen.

Schmitz gegenüber steht mit vielen älteren Autoren Berthold, der gerade auf Grund seiner Befunde an den Bangiales die Vereinigung dieser mit den Florideen fordert.

Schmitz erscheint die Übereinstimmung der Sexualorgane in beiden Fällen nicht so groß, und außerdem betont er, daß die Bangiaceen niemals das Spitzenwachstum zeigen wie die Florideen, daß vielmehr stets ein über die ganzen Fäden oder Flächen verteiltes interkalares Wachstum stattfinde. Dazu fehlen den Bangiaceen die charakteristischen Tüpfel der Florideen, die Bildung der Monosporen erfolgt anders als die der Tetrasporen und die Karposporen werden in einem Fall in der Oospore, im anderen an Auswüchsen derselben produziert.

So muß man doch wohl Schmitz folgen, indem man Bangiales und Florideen scharf trennt.

Dann aber fragt es sich, wo man unsere Familie nach unten hin anzuschließen habe: und ich meine mit Schmitz, daß man sehr wohl auf Ulothrix-Ulva-Prasiola zurückgehen könne resp. auf eine diesen und den Bangiaceen gemeinsame Wurzel. Bestimmend dafür ist weniger die Flächenentwickelung, die ja überall vorkommen kann, als vielmehr das Wachstum durch interkalare Teilungen ohne nennenswerte Bevorzugung bestimmter Zellen, und ferner folgende Überlegung: Wir sprechen die unbeweglichen Fortpflanzungszellen der Prasiola wenigstens zum Teil als Aplanosporen an. Ebenso kann man annehmen, daß die Monosporen der Bangien sich von beweglichen Zoosporen herleiten, und kann ferner schließen, daß Spermatien und Eizellen auf bewegliche Körper zurückgehen. Man braucht z. B. nur an Aphanochaete zu denken (**1**, 240) und anzunehmen,

daß in einem solchen Falle das Ei in der Eizelle unbeweglich liegen bliebe, während gleichzeitig das Spermatozoid seine aktive Bewegung verlor. Auf eine einstige größere Bewegungsfähigkeit läßt auch die amöboide Bewegung der Sporen schließen, die wir ja auch bei den Schwärmern von Conferva usw. fanden.

Die in beiden Fällen sternförmige Gestalt der Chromatophoren kann vielleicht auch als Verwandtschaft gedeutet werden, und die abweichende Färbung dürfte kein unbedingtes Hemmnis für die Vereinigung sein; sehen wir doch, daß bei typisch grünen Algen, z. B. bei Bryopsis (vgl. Kap. »Chromatophoren«), rote Farbstoffe dem Chlorophyll beigemengt sind. Eine Häufung der letzteren anzunehmen, hat wohl kaum Schwierigkeiten.

Zuzugeben ist, daß noch mancherlei Bedenken obwalten, und aus diesem Grunde wurden oben im Text die Bangiaceen an der Stelle aufgeführt, welche den meisten Lesern am geläufigsten ist.

Oogame Ulotrichales.

Von den isogamen Ulotrichaceen steigt nun ähnlich wie von den Chlamydomonaden eine oogame Reihe empor. Cylindrocapsa ist ohne alle Schwierigkeit als eine fortgeschrittene Ulothrix aufzufassen, und viele Autoren behaupten dasselbe für die Oedogoniaceen. Ich glaube zwar, daß sie damit im Recht sind, allein man wird doch auch die Unterschiede nicht vergessen dürfen, welche zwischen Oedogonien und Ulothrix unverkennbar vorhanden sind. Dieselben liegen besonders in der Art der Begeißelung, und Bohlin geht so weit, daraufhin die Oedogonien als Stephanocontae in eine besondere Gruppe zu bringen. Man braucht wohl die Konsequenzen des Ciliensystems nicht ganz so weit zu treiben; man kann event. die Annahme gelten lassen, daß der Cilienkranz von Oedogonium einen abgeleiteten Typus repräsentiere. Nachdem Strasburger gezeigt hat, daß die 2 oder 4 Geißeln der meisten Algenschwärmer z. B. Cladophora nicht der Spitze dieser terminal aufsitzen, sondern an einer kleinen Papille seitlich entspringen, könnte man vielleicht vermuten, daß jene Papille sich vergrößert und damit in Zusammenhang die Zahl der Cilien sich vermehrt habe. Die Frage bedarf aber wohl noch weiterer Klärung.

Nicht ausgeschlossen ist es, daß sich hier die Monoblepharideen (Lagerheim) verwandtschaftlich einreihen; doch schien mir die Sache nicht so sicher, daß eine Behandlung der Gruppe in unserem Buch hätte Platz greifen müssen.

Chaetophoreen-Reihe.

Stigeoclonium ist nichts anderes als eine verzweigte Ulothrix, und da man jene Gattung bequem an den Anfang der Chaetophoreenreihe setzen kann, scheint mir damit diese Familie gut placiert, und bezüglich ihrer Angliederung im einzelnen braucht nur auf 1, 222 verwiesen zu werden. Aphanochaete schließt sich als oogame Form leicht an, und seit Huber die Fortpflanzung dieser Alge demonstrierte, haben viele Autoren Coleochaete mit jener verbunden. Ich glaube mit Recht. Coleochaete ist hier das Endglied einer Reihe von Formen, die im Zellenbau und sonstigen Verhalten erhebliche Ähnlichkeiten aufweisen. Der Anschluß an Oedogo-

nium scheint mir nicht wohl möglich zu sein, eher an Ulothrix-Cylindrocapsa. Doch die Unterschiede dieser von den Chaetophoreen sind so gering, daß man über die Frage kaum zu diskutieren braucht.

Mit Wille u. a. knüpfe ich an die Chaetophoraceen noch die Chroolepideen; Formen wie Pilinia-Acroblaste könnten wohl den Übergang vermitteln. Die Sache ist nicht ganz leicht, weil die Anpassung an eine andere Lebensweise in Fortpflanzung und Zellenbau stark eingegriffen hat. Immerhin halte ich die erwähnte Verbindung für besser als den Anschluß an die Siphonocladiaceen, der auch befürwortet worden ist, und zwar wegen der Mehrkernigkeit der Zellen. Dieselben sind aber in der Jugend einkernig, und gerade dadurch scheinen sie mir auf andere einkernige, aber verzweigte Algen als nächste Verwandte hinzuweisen.

Siphonocladiales.

Die Verwandtschaften in dieser Gruppe scheinen mir durch ein Beispiel aus einer ganz anderen Familie am besten klargelegt zu werden. Manche Callithamnien sind einkernig, manche mehrkernig, Griffithia aber vergrößert ihre axilen Gliederzellen ganz außerordentlich, während sie die Wirteläste (vgl. 1, 587) stark reduziert. Jene Gliederzellen aber erhalten Netzchromatophor und zahlreiche Kerne. Kennte man die Fortpflanzungsorgane nicht, so wäre Griffithia wohl eine »rote Siphonocladiacee« genannt worden.

Was in der Gruppe der Ceramiaceen klar liegt, kann man auch für die Siphonocladiaceen vermuten. Man kann annehmen, daß Ulothrix-ähnliche, verzweigte oder unverzweigte Algen unter Vergrößerung ihrer Faden-Gliederzellen, Vermehrung der Kerne und Abänderung der Chromatophoren zu Cladophoren, Chaetomorphen usw. wurden. Einen Fingerzeig dafür bieten die Chroolepideen und die wenigkernigen Rhizoclonien.

Anadyomene, Microdictyon usw. sind netzig verbundene Cladophoren.

Ähnlich wie Griffithia können dann Siphonocladus, Boodlea, Struvea usw. verstanden werden durch die Annahme, daß einzelne, nämlich die basalen Stammzellen, sich erheblich vergrößerten, während die übrigen kleiner blieben, und ebenso kann man Valonia, die schon Famintzin zu Cladophora in Beziehung brachte, als eine Siphonocladiacee betrachten, die nur wenige Zellen entwickelt, welch letztere dafür um so größer sind.

Hat das, was wir vortragen, eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, dann verlangt auch die Konsequenz, daß man die Dasycladaceen an die Siphonocladiaceen anschließe, und für Dasycladus selbst könnten wohl Siphonocladus, Chamaedoris und ähnliche Formen zur Vergleichung und Anknüpfung herangezogen werden, wie das auch Wille betont.

Auch bei den Dasycladen tritt die »Tendenz«, eine oder wenige Zellen besonders für den Aufbau des Thallus zu verwerten resp. zu bevorzugen, stark in den Vordergrund, sie ist am weitesten ausgeprägt bei Acetabularia; hier zeigt uns die Ontogenie direkt, wie einige wenige Glieder allmählich zum Schirm ausgestaltet werden, während die Pflanze zahlreiche andere, die ursprünglich vorhanden waren, abstreift.

Alle bislang erwähnten Siphonocladiales sind isogam, als oogame Gattung muß aber noch Sphaeroplea hinzugezogen werden. Sie an Chaetomorpha u. a. speziell anzureihen, liegt wohl nahe, und ich glaube, diese systematische Stellung ist selten bestritten worden.

Siphonales.

Über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Siphonales dürften die Meinungen besonders weit auseinander gehen. Man kann sie mit oder ohne Einschluß der Siphonocladiaceen, wie das auch Bohlin neuerdings wieder getan, an Protococcoideen oder gar an Flagellaten anschließen. Es wäre durchaus möglich, z. B. Protosiphon als ein Zwischenglied anzusprechen und anzunehmen,daß von diesem die reich verzweigten Siphoneenfäden ihren Ursprung nehmen.

Allein ich glaube, daß noch ein anderer Weg gangbar ist. Ich will denselben hier betreten, obwohl ich weiß, daß der Versuch manchen Widerspruch finden wird.

Ich nehme eine Verbindung mit den Siphonocladiaceen an und vermute, daß die Siphoneen aus ihnen hervorgingen, indem letztere die Fähigkeit der Querwandbildung mehr oder weniger vollständig einbüßten.

In dem großen Keimschlauch von Siphonocladus treten Zellwände erst ganz verspätet auf und in den zweifellos homologen jungen Keulen der Struvea (Fig. 165, 1, 268) werden solche überhaupt nicht mehr gebildet (ob sie noch durch die Querringe der Membran angedeutet werden, ist zweifelhaft). Also schon in dieser Gruppe kommen die großen Zellen wenigstens zum Teil durch gehemmte Wandbildung zustande. Ganz ähnlich, meine ich, sei in den Schläuchen von Halimeda, Codium, Bryopsis usw. die Querwandbildung unterdrückt, sie kommt aber andeutungsweise noch in manchen Gattungen und an manchen Orten vor. Z. B. finden wir bei Penicillus u. a., die wir für die niedrigsten Codiaceen zu halten pflegen, dicke Ringwulste (1, 262) in so regelmäßigen Abständen, daß man unwillkürlich an Cladophora-Fäden erinnert wird, und zwar an die jungen, noch nicht geschlossenen Wände derselben. Das sind, glaube ich, ebensowenig Zufälligkeiten, wie die Anklänge an Cladophoren, welche die Wandbildung bei Codium, Bryopsis usw. dort zeigt, wo die Gametangien von den vegetativen Schläuchen abgegliedert werden.

Und schließlich, wie soll man die Wände deuten, die bei Caulerpa gelegentlich gefunden werden? Reinke beschrieb ja solche (1, 310) bei Caulerpa hypnoides u. a. in den von ihm als Niederblätter bezeichneten Fortsätzen. Irgend eine wichtige Funktion wird man jenen Gebilden und deren Querwänden kaum beimessen können, aber als Zeichen dafür, daß auch die Caulerpen auf normale Algen mit Querwänden zurückgehen, wird man sie vielleicht betrachten dürfen.

Treffen meine Vermutungen das Richtige, dann wäre auch die Bezeichnung der Siphoneen als nicht celluläre Pflanzen (Sachs) in ein neues Licht gesetzt.

Vorgänge in anderen Pflanzengruppen mögen auch für unsere Auffassung sprechen, z. B. erwähnt Charl. Ternetz, daß Ascophanus carneus in seinen Hyphen bald ganze Querwände, bald nur Ringwülste bildet. Solche Erscheinungen würden den ersten Schritt zur Entstehung von Siphoneen-Schläuchen darstellen.

Wir betonten soeben nur ganz allgemein die mögliche Verwandtschaft von Siphonales und Siphonocladiales. Welche Gruppe der ersteren schließt an die letzteren an? Ich meine, das seien die Codiaceen. Aurainvillea, Penicillus u. a. können wohl mit verflochtenen Cladophoreen wie Spongocladia u. a. verglichen werden, umsomehr, als in den Endzellen dieser Gattung die Querwandbildung auszusetzen scheint.

Nahe Beziehungen der Codiaceen zu den Bryopsideen sind ja, besonders mit Rücksicht auf Pseudobryopsis, fraglos vorhanden. Sind die Bryopsideen Vorläufer der Codien? Das ist nicht sicher. Sind sie umgewandelte Codiaceen? auch das ist unklar. So mögen sie einfach einstweilen mit den ebenso unklaren Derbesiaceen neben dieselben gesetzt und der Zukunft weitere Klärung der Sachlage überlassen werden.

Das letztere auch bezüglich der Caulerpen zu sagen, wäre vielleicht das Beste: doch ich erwähne kurz einiges aus der Literatur. Murray möchte die Caulerpen an die Siphonocladiaceen direkt anschließen, indem er besonders auf Einschnürungen an den Stämmen der Caulerpa ligulata u. a. hinweist, welche denjenigen von Struvea, Apjohnia usw. ähnlich seien. Wille, Correns, Reinke dagegen sprechen Bryopsis als Ausgangspunkt der Caulerpen an, indem sie auf Membranzapfen in älteren kriechenden Stämmen der Bryopsis usw., sowie auch auf Ähnlichkeiten in der Reaktion der Membranen hinweisen. Beide Tatsachen scheinen mir nicht hinreichend beweiskräftig zu sein; ich glaube vielmehr, daß man erst einmal versuchen muß, die primitivste Caulerpa herauszufinden. Das wäre nach Reinke C. fastigiata und diese hat in ihrem ganzen Wuchs und Aussehen tatsächlich erhebliche Ähnlichkeiten mit Siphonocladiaceen.

C. fastigiata könnte aber auch eine reduzierte Form sein, dann wäre es möglich, die gefiederten Caulerpen herauszugreifen und mit Bryopsis zu vergleichen.

Ich vermag mir ein definitives Urteil über die engere Verwandtschaft der Caulerpen noch nicht zu bilden.

Zu den Gewohnheiten der meisten Algologen gehört es, die Vaucherien als das oogame Endglied der Siphoneen-Reihe anzusehen. Das läßt sich eventuell auch verteidigen, und ich glaube sogar, daß man Anklänge an Bryopsiden und Codien finden kann, wenn man nämlich Vauch. dichotoma und Vauch. Thureti als älteste und einfachste Arten ansieht. Die Sexualorgane stehen hier einfach seitlich am Mutterfaden, sie haben fast dieselbe Form wie bei Codien und die Antheridien der V. dichotoma führen noch recht reichlich Chlorophyll. Dazu kommt, daß die Abtrennung der Oogonien von ihrem Tragfaden, wie sie Solms für V. dichotoma beschreibt, der Abgliederung der Gametangien bei Codium usw. weitgehend gleicht. Die gekrümmten Oogonien anderer Vaucherien wären danach als abgeleitete zu betrachten.

Diese immerhin plausible Ableitung vernachlässigt allerdings die Tatsache, daß die Chromatophoren der Vaucherien von denen der Bryopsideen in mancher Beziehung abweichen und auch abweichende Produkte liefern: sie ignoriert auch die abweichende Form der Spermatozoiden, deren Geißeln nicht an der Spitze sitzen wie bei den Schwärmern anderer Siphoneen, sondern seitlich. Aus diesen Gründen hat Bohlin die Vaucherien in seiner letzten Arbeit in eine besondere, völlig isolierte Gruppe gebracht. Das ist konsequent vom Standpunkt des »Cilien-Systematikers« aus, aber mir scheint doch vorläufig diese Isolierung noch nicht notwendig zu sein. Man müßte wohl erst noch einmal die Entwickelung der Spermatozoiden genauer untersuchen.

Rhodophyceae.

Wohin nun mit den Florideen, nachdem wir die Bangiaceen bei den grünen Algen notdürftig untergebracht haben? Sie als Fortsetzung der Bangiales zu betrachten, wird denen untunlich scheinen, die SCHMITZ' auf S. 12 vorgetragene Meinung im wesentlichen für richtig halten, und dann taucht natürlich die Frage auf, ob der Anschluß bei den Coleochaeten zu suchen sei, mag man nun diese direkt als Vorfahren ansprechen oder doch, wie z. B. DE BARY, SACHS u. a., annehmen, daß beide Familien eine gemeinsame Wurzel haben. Allein auch gegen diese Auffassung kann man Bedenken vorbringen. Die Ähnlichkeit des Generationswechsels in beiden Fällen ist nicht gerade überzeugend, und auch die viel besprochenen Anklänge der beiderseitigen Sexualorgane an einander werden nicht immer gleich beurteilt. Man kann sich natürlich vorstellen, daß die Spermatozoiden der Coleochaeten unbeweglich wurden, und daß sich die Oogonien mit ihrem langen Hals nicht mehr öffneten; das geht besonders dann, wenn man annimmt, daß die Langhalsigkeit des Oogons bei Coleochaete eine Anpassung an die Gallerte des Thallus sei, und daß auch die Länge der Trichogyne bestimmt werde durch die Konsistenz des Thallus der Florideen. Allein das ist wohl schon etwas gewagt, und im übrigen kann man denselben Gegengrund gegen die fragliche Verknüpfung anführen, welchen SCHMITZ bezüglich der Bangiaceen vorbrachte: Die (schwärmenden) Karposporen entstehen in einem Fall in der Oospore, im anderen an Fäden, welche aus ihr hervorwachsen.

Zugunsten der angeregten Verknüpfung sprechen auch nicht die Befunde WOLFE's an Nemalion. Nach diesem Autor wären die Karpogone dieser Floridee zweikernig, ebenso die Antheridien resp. Spermatien. Davon hat man bei Coleochaete bislang nichts gesehen.

Soll aber eine Verbindung der Florideen mit anderen Algen um jeden Preis gefunden werden, so bin ich trotz aller vorgeführten Bedenken immer noch eher für einen Anschluß an Coleochaete als an Bangia. Ich fürchte aber, auch in der nächsten Zukunft werden die Florideen noch in glänzender Einsamkeit durch die Hand- und Lehrbücher geführt werden, es müßte denn sein, daß man für sie eine ganz andere Verbindung herstellte; nämlich mit den Ascomyceten, einer Gruppe, die in ihrer Phylogenie fast ebenso unklar ist wie die Florideen. Gehen sie vielleicht auf eine gemeinsame Basis zurück? Der von COHN schon 1866, von DE BARY 1870 ausgesprochene Gedanke ist nicht so ganz von der Hand zu weisen und auf Ähnlichkeiten oder Verwandtschaften der beiden großen Thallophytenfamilien ist wiederholt von den erwähnten Autoren, wie auch von SACHS, SCHMITZ u. a. hingewiesen worden; denn nicht bloß kommen in beiden Gruppen Trichogynen und Spermatien vor, auch die Entwickelung des Sporophyten zeigt mancherlei Anklänge. Man vergleiche nur einmal die Sporophyten von Dermonema, Harveyella und besonders von Galaxaura 1, 685 mit Apo- und Perithecien, resp. mit ascogenen Hyphen von Ascomyceten, oder auch die im kompakten Gewebe liegenden Karposporenhaufen der Gigartineen mit Eurotium, Tuber usw.

Diese Ähnlichkeiten werden uns freilich nicht über die Unterschiede hinwegtäuschen, die sowohl in der Ascusbildung als in der Form der Fortpflanzungsorgane gegeben sind; denn nicht alle Ascomyceten haben Trichogynen. Die Zukunft muß lehren, wie diese Tatsache zu verstehen ist und zeigen, ob eventuell die trichogynführenden Ascomyceten von den

anderen zu trennen seien. Der Ascus muß ja nicht unbedingt als ein Indikator für die Verwandtschaft aufgefaßt werden, so verlockend das an sich auch ist.

Zieht man die äußersten Konsequenzen, so könnte man die Ascomyceten als farblose Florideen bezeichnen. So weit werden heute noch wenige gehen wollen. Näher liegt es schon, die durch Thaxter neuerdings sorgfältig untersuchten Laboulbenien so zu nennen (vgl. Ed. Fischer). Im Hinblick auf die farblosen phanerogamen Schmarotzer (Orobanchen, Rafflesien, Lathraea usw.) oder Saprophyten hat es ja gar keine Bedenken, Annahmen derart zu machen, und wir wissen ja auch direkt, daß Harveyella, die Polytomeen, Rhodochytrium usw. farblose Formen farbiger Algen sind.

Chrysomonadineae.

Wie Chloramoeba den Ausgangspunkt für die Heterocontae darstellt, so bildet Chrysamoeba die Basis für die ganze soeben genannte Gruppe und schließt diese letztere an die farblosen Rhizomastiginen an, wie wir bereits oben erwähnten. Ob in diesen gleichzeitig die Wurzel für die Chloramoeba und somit für die ganzen Heteroconten zu suchen sei, wie Scherffel will, erscheint mir diskutabel, aber doch weniger sicher.

An Chrysamoeba die Chromulina und den Hydrurus zu ketten, hat wohl keine Schwierigkeit.

Die Frage, ob man an jene primitive Form auch die Hymenomonaden und Ochromonaden anreihen dürfe, wird von Scherffel u. a. bejaht, von Senn u. a. verneint. Senn legt offenbar das Hauptgewicht auf Form und Zahl der Geißeln und muß nun voraussetzen, daß verschiedene Gruppen farbloser Flagellaten unabhängig von einander gelbe Chromatophoren mit gleichen Farbstoffen erworben haben. Scherffel sieht darin eine Schwierigkeit und nimmt demgemäß an, daß der Erwerb von gelben Chromatophoren nur einmal, nämlich bei der Chrysamoeba, erfolgte, und daß diese Organe der Zelle dann von dort aus auf Hymeno- und Ochromonaden vererbt wurden. Ich bin kaum in der Lage, eine Entscheidung zu treffen, und glaube, man wird erst einmal — worauf auch Scherffel hinweist — versuchen müssen, herauszubringen, welche farblosen Flagellaten ev. Derivate der eben besprochenen farbigen sind.

Mag die Antwort auf die obige Frage lauten wie sie wolle, man wird an Hymenomonas außer Synerypta usw. vielleicht Naegeliella, Phaeocystis, Phaeococcus u. a. und endlich Phaeothamnion anschließen dürfen. Mir selbst scheint dieser Anschluß freilich noch etwas zweifelhaft. Scherffel hält ihn für gesichert und geht dann noch weiter, indem er die niedersten Ectocarpeen mit Phaeothamnion verknüpft.

Das halte ich für gewagt, denn Phaeothamnion besitzt an seinen Schwärmern zwei völlig gleiche, nach vorn gerichtete Geißeln und weicht von Ectocarpus so weit ab, daß Wille es unter den Chroolepideen aufführte.

Mit dieser Ablehnung des Scherffel'schen Standpunktes in der letzten Frage soll nicht geleugnet werden, daß die Phaeophyceen nicht doch unter braunen Flagellaten ihren Ursprung nahmen. Die Hypothese ist fast unabwendbar, da ja schon bei der Eigenart der Schwärmer an eine Verbindung mit grünen Algen oder irgendwelchen höher stehenden Formen nicht zu denken ist. Aber welche Chrysomonadinen die Urväter der Ecto-

carpeen usw. waren, das wage ich nicht zu entscheiden, denn auch Phaeocystis (Fig. 117, 1, 13) mit seinen ungleich gerichteten Geißeln gewährt doch wohl nur recht schwache Anhaltspunkte.

Aber selbst wenn wir diese oder gar die Verbindung mit Phaeothamnion anerkennen, so bleibt der Sprung von den Flagellaten zu den niedersten Phaeophyceen ein außerordentlich großer, denn die Ectocarpeen mit ihren Sporangien, Gametangien usw. sind schon weit differenzierte Formen. Es fehlen eben bislang im Reiche der Braunalgen Zwischenglieder, wie sie bei den Grünalgen in Chlamydomonas, Protococcoideen, Ulothrix usw. gegeben sind, und wir werden noch sehen, daß auch zwischen den höheren Gruppen derselben die Bindeglieder nur spärlich sind.

Phaeophyceae.

Für die Begrenzung und Charakterisierung der höheren Phaeophyceen-Familien, wie Dictyotaceen und Fucaceen, sind selbstverständlich die Sexualorgane ein wertvolles Merkzeichen, und wenn man unsere in 1, 465 gegebene Zusammenstellung über die Fortpflanzung der Phaeosporeen liest, wäre man wohl geneigt, auch die niederen Gruppen der Braunalgen nach ihrer Sexualität in eine Reihe zu ordnen und diese dann als einen Ausdruck der Verwandtschaft zu betrachten. Allein bei genauerer Überlegung muß man sich doch sagen, daß auf diesem Wege nichts gewonnen ist. Wollten wir so vorgehen, so müßten wir Ectocarpus siliculosus neben Scytosiphon stellen oder Giffordia (Ectocarpus) secunda mit Sphacelaria Hystrix kombinieren. Geht das an?

Mir scheint es in dieser Form unmöglich, ich glaube vielmehr, man wird ebenso wie in den Reihen der Chlorophyceen annehmen müssen, daß der Aufstieg von der Isogamie zur Oogamie sich mehrfach vollzogen habe, daß also z. B. Fucus nicht einfach an Cutleria angereiht zu werden brauche.

Damit rechtfertigt sich aber der Weg, den die meisten Autoren bei der Gruppierung der Phaeosporeen und ihrer Verwandten eingeschlagen haben, indem sie das Hauptgewicht auf die vegetativen Merkmale, den morphologischen Aufbau der Thallome, legten. Ob dabei ein wirklich natürliches System der Braunalgen herauskommt, ist natürlich zweifelhaft, und es wird wohl noch zahlreicher Untersuchungen speziell über Sexualität und äußere wie innere Morphologie der Phaeosporeen, endlich auch über deren Biologie bedürfen, um einige Sicherheit zu schaffen; durch die neueren Arbeiten von Sauvageau, Kuckuck, Reinke u. a. scheint mir das Gewünschte angebahnt zu werden.

Phaeosporeae.

In den Mittelpunkt der Betrachtungen über das System der Phaeophyceen stellten wir schon oben die Gattung Ectocarpus mit dessen nächst verwandten Formen, nicht aber Gebilde wie Ascocyclus, Microsyphar u. ä. Damit stellen wir uns im Gegensatz zu einigen Autoren wiederum auf den Standpunkt, daß auch diese Scheibenalgen reduzierte Gebilde und deshalb für die Phylogenie großer Gruppen nicht verwendbar seien.

Aus den einfacheren Ectocarpeen ließen wir dann die Punctarieen und Scytosiphoneen hervorgehen, unter derselben Annahme, welche wir für

Monostroma und Ulva machten, daß nämlich ursprünglich monosiphone Fäden durch Längsteilungen Gewebekomplexe bildeten, in welchen weiterhin eine funktionelle Differenzierung Platz griff.

An den derberen Thallomen entstehen die Sporangien durch Aussprossen zahlreicher Rindenzellen, ihnen sind aber schon bei Scytosiphon sterile Zellen oder Fäden (Assimilatoren) beigemengt, welche ebenfalls aus der äußeren Rindenschicht hervorgehen; und deshalb sieht Reinke nicht mit Unrecht in jener Gattung einen Vorläufer für Chorda, vielleicht stellt sie auch einen solchen für Gobia (1, 368) dar.

Der Unterschied bestände darin, daß bei Chorda Sporangien und Assimilatoren gesetzmäßig vereinigt sind, während letztere bei Scytosiphon unregelmäßig eingestreut erscheinen.

Vielleicht wird eine genauere Untersuchung der Gattung Delamarea (1, 367) weiteres Licht auf unsere Hypothese werfen; vorläufig weiß ich jedenfalls keine bessere Verbindung für Chorda als die angegebene, und damit wäre dann auch einstweilen die Ableitung der Laminariaceen gegeben, die mit Chorda so nahe verwandt sind, daß letztere wegen der völligen Übereinstimmung in der Bildung von Sporangien und Assimilatoren meistens in jene einbezogen wird. Nötig erscheint das nicht, ich würde sie lieber mit Reinke bei den Ectocarpaceen belassen.

Bei all jenen Gruppen, die wir eben behandelten, bilden die Sporangien große unregelmäßige Flecken; das ist anders bei Asperococcus, den wir wohl unter Vermittelung von Myriotrichum direkt auf Ectocarpeen zurückführen dürfen. Hier stehen sie in fast mikroskopisch kleinen Gruppen beisammen und sind mit kurzen farbigen Fäden untermengt. Eine solche Verkettung von Sporangien und Fäden wird dann noch inniger bei Colpomenia, Hydroclathrus, Soranthera u. a. Hier erscheinen die Fäden farblos; sie werden zum Teil mit den Sporangien zusammen in Gruben (Cryptostomata) versenkt (Fig. 228, 1, 375). Damit ist schon in dieser relativ niedrig stehenden Gruppe der Anlauf zur Konzeptakelbildung gegeben, die für die Fucaceen so charakteristisch ist. Man wird sich daraufhin aber kaum entschließen, letztere von den Colpomenien abzuzweigen, dazu ist der Aufbau doch zu verschieden. Auch die Dictyotaceen, die ja ebenfalls, wenigstens zum Teil, eine augenfällige Verbindung von Sporangien und Haaren aufweisen, wird man allein daraufhin nicht für nahe Verwandte unserer Gruppe halten wollen.

Von den Ectocarpeen leiteten wir aber noch die Mesogloeo-Chordarien-Reihe her, deren Vertreter nach Florideenart große Thallome durch Fadenverschlingung bilden. Stilophora, Chordaria usw. können hier unerörtert bleiben, von Interesse sind uns momentan mehr Nereia, Sporochnus und Carpomitra, bei welchen sich ja zahlreiche Fäden zu einem Vegetationspunkt mit interkalarem Wachstum vereinigen. Solche Formen sind wahrscheinlich, darauf haben schon verschiedene Autoren hingewiesen, wenn auch nicht die direkten Vorfahren, so doch die nächsten Verwandten der Cutleriaceen, man vergleiche nur einmal die jungen Sprosse von Cutleria adspersa mit den Kurztrieben des Sporochnus oder mit Nereia. Der erwähnte Anknüpfungspunkt ist aber doch wohl für Cutleria nicht der einzig mögliche, vielmehr könnte man auch annehmen, daß sich aus Ectocarpus erst die oogame Giffordia und aus dieser Cutleria herausgebildet habe. Es kommt eben ganz darauf an, ob man annimmt, daß sich in den fraglichen Gruppen wiederholt eine Oogamie oder wiederholt ein Vegetationspunkt nach dem Muster der Cutleria herausgebildet habe. Ich

möchte fast das letztere glauben, obwohl heute in dieser Richtung noch wenig zu sagen sein dürfte.

Über die Herleitung der Sphacelariaceen von den Ectocarpaceen sind wohl alle Autoren einig und meistens waren es fädige Formen, an welche der Anschluß gesucht wurde. So benutzte Reinke zeitweilig die Ectocarpee Isthmoplea als Übergangsglied. Später aber hat er den Anschluß an ganz anderer Stelle gesucht, nämlich bei den epiphytisch-scheibenförmigen Gattungen Lithoderma usw. Danach stellt dann Battersia (1, 408) die Verbindung zwischen letzterer und Sphacelaria unter der Annahme her, daß die langen Sprosse der Sphacelarien sekundäre Bildungen der Scheiben sind. Sphacella (1, 408) wird als ein abgeleiteter Typus betrachtet. Zweifellos kann man nicht bloß für die Sphacelarien, sondern auch für andere Algen sich vorstellen, daß Fadenformen auch phylogenetisch aus einfachen Scheiben hervorgehen, und speziell für unsere Gruppe ist die Auffassung deshalb vertretbar, weil die Ontogenie dafür ins Feld geführt werden kann; entwickeln sich doch die Fäden erst ziemlich spät aus den Sohlen.

Ich glaube aber doch, daß Battersia und Sphaceloderma spezifisch retrograd entwickelte Formen sind und suche meinerseits den Anschluß der Sphacelarien an Ectocarpus selber, indem ich Sphacella als Zwischenglied anspreche. Mir scheint die Vorstellung nicht so schwierig, daß interkalar wachsende Ectocarpusfäden allmählich zur Entwickelung einer Scheitelzelle vorschreiten, etwa so, wie ich das für Glieder der Chordarienreihe plausibel zu machen suchte (1, 390). Eine solche Scheitelzelle wird zunächst noch relativ unansehnlich sein, wie bei Sphacella; von hier ausgehend hat sie sich aber zu einem ganz charakteristischen und auffälligen Organ herausgebildet; und in Verbindung damit sind dann die ursprünglich monosiphonen Fäden polysiphon geworden. Schließlich trat in den Sproßsystemen (Cladostephus usw.) eine Arbeitsteilung ein, welche fast ebenso weit geht wie bei den Phanerogamen.

Akinetosporeae.

Die Verwandtschaft der Tilopterideen wird unsicher bleiben, bis der Befruchtungsvorgang beobachtet und das Wesen der Monosporen erkannt ist. Wie oben ausführlicher begründet (1, 478), neige ich der Sauvageau-schen Auffassung am meisten zu und halte die Tilopterideen zusammen mit den Choristocarpeen für eine den Sphacelarien parallele Reihe, welche, ähnlich wie diese, auf Ectocarpus zurückgeht.

Cyclosporeae.

Ich wies schon darauf hin, daß durch die Befunde von Williams die Zugehörigkeit der Dictyotaceen zu den Phaeophyceen dargetan und damit Hypothesen mancher älteren Autoren, die auch in Johnson's Arbeit zuletzt eine Stütze gefunden hatten, bestätigt seien.

An braune Algen erinnern nicht bloß Form und Farbe der Chromatophoren, sondern auch die Assimilationsprodukte, die Wachstumsweise mit Scheitelzelle usw. An Hydroclathrus u. a. sowohl wie an Fucaceen klingt

an die häufige Entstehung der Fortpflanzungsorgane neben den Haarbüscheln und Haarstreifen, und mit der letzteren Familie stimmt die Sexualität fast völlig überein. Daß die einwimperigen Spermatozoiden keinen wesentlichen Unterschied ausmachen, dürfte aus der von Williams hervorgehobenen Tatsache hervorgehen, daß bei den Fucaceen Cystosira und Himanthalia die eine Geißel des Spermatozoids sehr lang, die andere äußerst kurz ist.

Die Tetrasporen aber könnten von dem hier getanen Schritt abschrecken, da sie ja sonst nur bei den Florideen vorkommen. Allein mir scheint eine Ableitung von den unilokulären Sporangien anderer Phaeophyceen durchaus nicht schwierig. Die Neigung zur Bildung von Aplanosporen ist mehrfach konstatiert, nehmen diese an Zahl ab, so erhalten wir die Achtzahl bei Zonaria, die Vierzahl bei den übrigen Vertretern der Gruppe. Werden aber nur vier nackte Zellen in einem kugeligen Organ gebildet, so müssen sie nach allgemeinen Gesetzen die Tetrasporenform annehmen. — Haben doch auch die Eier von Ascophyllum nodosum »Tetrasporen«-Habitus.

Wo man im einzelnen die Dictyotaceen anzuschließen hat, ist schon schwieriger zu sagen. Johnson bringt sie mit Ectocarpus secundus und den Tilopterideen in Verbindung (damit wären auch ev. die vierkernigen Sporen der Haplospora verständlich), ich würde lieber auf Sphacelaria wegen gewisser Ähnlichkeiten im anatomischen Aufbau zurückgehen. Da indessen Tilopterideen und Sphacelarien vielfach in Beziehung gebracht werden, wäre die Differenz in den Auffassungen nicht so groß. Eine präzise Entscheidung in dieser Richtung ist kaum zu treffen, ehe nicht weitere Verbindungsglieder vorliegen.

Mit den Dictyotaceen muß man die Fucaceen wohl als Cyclosporeae zusammenfassen. Ich behalte diesen Ausdruck bei, obwohl die Eier der in Rede stehenden Pflanzen weder Cycli noch Sporen sind.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Fucaceen sind nicht übermäßig klar. Streng genommen weiß man nicht viel mehr, als daß sie das Endglied der Phaeophyceen-Reihe ausmachen, und das ist herzhaft wenig.

Wenn wir auch darauf hinwiesen, daß die Konzeptakelbildung in manchen Gruppen der Ectocarpaceen schon angedeutet sei, so wird man daraus, das sei hier nochmals betont, kaum auf Verwandtschaft schließen dürfen. Mit Hormosira, Notheia u. a. wird vorläufig nicht viel zu machen sein, weil man nicht weiß, ob sie rudimentäre oder reduzierte Formen sind. So bleibt als niedrigste Fucacee Durvillaea mit ihren verzweigten Oogonienständen und dem allseitigen Wachstum. Aber ich kann nicht leugnen, daß sie mir etwas wie ein Fremdkörper unter den übrigen mit Scheitelzelle wachsenden Formen erscheint. Wird man sie auch einmal von den Fucaceen trennen, wie das neuerdings mit Splachnidium geschah? Tritt der Fall ein, so wäre eher daran zu denken, daß Fucaceen und Dictyotaceen etwa einen gemeinsamen Ursprung bei Sphacelaria-ähnlichen Algen genommen hätten. Würde diese etwas kühne Hypothese besser begründet, als man es heute kann, so bliebe immer noch viel zu klären übrig, z. B. die Frage, ob die Vorfahren der Fucaceen Zoosporen besaßen, ob diese ev. abhanden gekommen seien usw., wobei als feststehend angenommen werden kann, daß die Sexualorgane von Fucus usw. den plurilokulären Sporangien der Ectocarpeen, Cutleriaceen usw. entsprechen.

Literatur.

Bary, A. de, Zur Systematik der Thallophyten. Bot. Zeitg. 1881.

Bennet, A. W., On the affinities and classification of algae. Journ. Linnean soc. 1887. **24.** 49.

Blackman, F. F. The primitive algae and the flagellata. Ann. of bot. 1900. **14.** p. 647—89.

—— The primitive Algae and Flagellata. Ann. of bot. 1901. **15.** p. 192.

Blackman, V. H., and Tansley, A. G., Revision of classification of Green-Algae. New Phytologist. 1902.

Bohlin, K., Utkast till de gröna Algernas och Arkegoniaternas Fylogeni. Akademisk Afhandling. Upsala 1901.

Chodat, R., Algues vertes de la Suisse. (Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. 1. Heft 3.) Bern 1902. gr. 8.

—— On the polymorphism of the green Algae and the principles of their evolution. Ann. of bot. 1897. **11.** 97.

Chodat, R., et Huber, J., Remarques sur le système des algues vertes inferieures. Arch. sc. phys. et nat. 3. sér. 1894. **31.** 395.

Cohn, F., Über sein 1871 aufgestelltes Thallophytensystem. Jahresber. d. schles. Ges. für vaterl. Kultur. 1879. p. 271.

Fischer, Ed., Ref. über Thaxter's Laboulbenien. Botan. Zeitg. 1897. **55.** p. 198.

Gobi, Grundzüge einer system. Einteilung der Gloeophyten (Thallophyten). Bot. Ztg. 1881.

Klebs, G., Flagellatenstudien. Jahrb. f. wiss. Zoologie. 1892. **55.** p. 265.

Maupas, Sur la position systematique des Volvocinées et sur les limites du règne végétal et du règne animal. Comptes rend. 1879. **88.** p. 1274.

Murray, G., On new species of Caulerpa with observations on the position of the Genus. Transact. Linn. soc. Lond. 1891. Botany. **34.** p. 217.

Nordstedt, O., Algologiska Smasaker. I. Vaucheria sphaerospora. Botaniska Notiser 1878. p. 176.

—— Alg. Smasaker. II. Vaucheria-Studier. Das. 1879.

Rosen, F., Studien über das natürl. System der Pflanzen. Cohn, Beitr. zur Biol. d. Pfl. 1901. **8.**

Rostafinski, Quelques mots sur l'Haematococcus lacustris et sur les bases d'une classification naturelle des algues chlorosporées. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. 1875. **19.** p. 135.

Sachs J., Physiolog. Notizen. X. Phylogenetische Aphorismen usw. Flora 1896. **82.** p. 173.

—— Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl.

Scherffel, A., Beitr. zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen. Bot. Ztg. 1901. **59.** p. 143.

Ternetz, Ch., Protoplasmabewegung und Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus. Pringsh. Jahrb. 1900. **35.** p. 273.

Thaxter, R., Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae. Mem. of the American Acad. of Arts and Sc. 1896. **12.**

Thuret, G., Recherches sur les zoospores etc. Ann. des sc. nat. bot. 1850. 3. sér. **14.**

Tieghem, Ph. van, L'oeuf des plantes considéré comme base de leur classification. Ann. sc. nat. bot. 8. sér. **14.**, p. 213.

Wettstein, R. v., Die Systematik der Thallophyten usw. Sitzber. d. nw.-med. Ver. f. Böhmen. Lotos 1896.

Wille, N., Chlorophyceen in Engler-Prantl. Natürl. Pfl.-Fam.

—— Algolog. Notizen IX.—XIV. Nyt Magazin f. Naturvidenskab. 1903. **41.** p. 89.

Winter, Über ein natürl. System der Thallophyten. Hedwigia 1879.

Wolfe, J. J., Cytological studies in Nemalion. Ann. of Bot. 1904. **18.** p. 607.

Zederbauer, E., Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von Ceratium Hirundinella. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22.** p. 1.

Weitere Literatur wolle man in Bd. I unter den einzelnen Gruppen nachsehen.

II. Die Entwickelung der Fortpflanzungsorgane.

1. Schwärmer.

Feinerer Bau der Schwärmer.

Unter dem Namen »Schwärmer« behandeln wir hier alle beweglichen Fortpflanzungsorgane, mögen sie Zoosporen oder Gameten sein. Wir schließen demnach z. B. die Gameten von Codien, Cutlerien usw. ein.

Schon bei Besprechung der einzelnen Familien der Chlorophyceen fand ich auf Grund der dort verzeichneten Literatur hinreichend Gelegenheit, zu konstatieren, daß die Form der Schwärmer, mögen sie Zoosporen oder Gameten heißen, bei Ulotrichales, Siphonocladiaceen, Siphoneen, Volvocinen usw. — weitgehende Übereinstimmung zeigt. Es handelt sich, wie man lange weiß, um birnförmige Gebilde (Fig. 468) mit spitzem, farblosen Vorder- (Mund-) und grünem gerundeten Hinterende. In letzterem liegt gewöhnlich ein Chromatophor, das becher- oder plattenförmig zu sein pflegt (Fig. 468, *1—3*) und in den verschiedenen Fällen mehr oder weniger weit nach vorn vorgeschoben wird. Als Regel gilt, daß die Mitte des Farbkörpers von einem Pyrenoid eingenommen wird (Fig. 468, *1—3*). Dasselbe fehlt aber oder ist nicht sichtbar bei sehr kleinen Schwärmern, wie sie z. B. in den männlichen Gameten der Codien, Bryopsiden usw. gegeben sind. In anderen Fällen z. B. Cladophora Fig. 468, *5*) treten mehrere Pyrenoide auf, und dann kann auch das Chromatophor netzig durchbrochen sein.

Fig. 468. n. Dodel, Goroschankin u. Strasburger. *1* Zoospore von *Ulothrix*. *2*, *3* Schwärmer von *Chlamydomonas Reinhardi*. *4* Stück einer Zoospore von *Vaucheria*. *5* Zoospore von *Cladophora*. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoide. *k* Kern. *v* pulsierende Vakuolen. *a* Augenfleck. *ki* Kinoplasmat. Vorderende.

Mit dem Chromatophor ist auch wohl immer der sog. Augenfleck (*a* Fig. 468) verbunden, der in der Regel am Vorderende desselben einen braunroten Streifen darstellt. Der Augenfleck ragt häufig ziemlich weit über die Oberfläche des ganzen Schwärmers vor, und Strasburger zeigte kürzlich, daß er wohl eine Verdickung der plasmatischen Hautschicht darstellt.

Unter dem Pigmentbande liegt aber nach Strasburger (Fig. 468, *5*) ein linsenförmiger, mit homogener Masse erfüllter Raum, dessen Funktion noch ebenso wenig aufgeklärt ist wie die des roten Punktes selber (vgl. Kap. Reizerscheinungen); immerhin wird, das ist kaum zu leugnen, durch die Auffindung der hellen Masse die Ähnlichkeit mit einem Sehorgan gesteigert, und wer geneigt ist, diese Gebilde für Äuglein zu halten, wird diesen Befund mit Freuden begrüßen (s. a. Overton).

Der rote Farbstoff des Augenfleckes besitzt alle Eigenschaften des sog. Hämatochroms; er scheint an Fett gebunden, denn er schwärzt sich mit Osmiumsäure, mit Jod wird er meistens schmutziggrün, und mit Schwefelsäure wird er blau.

Der Zellkern, welcher häufig einen großen Nucleolus oder einen nucleolusartigen zentralen Körper erkennen läßt, liegt meistens an der Übergangsstelle des Mundendes in den farbigen Teil, doch kommen andere Stellungen auch vor, z. B. gibt Goroschankin eine veränderte Lage des Kernes für gewisse Chlomydomonaden an.

Vor dem Kern, gegen die Spitze hin, liegen dann in der Regel zwei Vakuolen (*v*), welche abwechselnd pulsieren und zwar erfolgt das, wie Strasburger angibt, in Abständen von 10—15 Sekunden. Andere Vakuolen treten nicht auffallend hervor, trotzdem sind in gewissen Fällen bald größere, bald kleinere unbewegliche Safträume sichtbar.

Das Cytoplasma hat sowohl im Mundfleck als auch in den übrigen Regionen der Schwärmer die übliche lockere resp. körnige Beschaffenheit; nur ganz vorn an der Spitze findet sich, demselben warzenartig aufgesetzt (Fig. 468, *5k*), eine ganz dichte hyaloplasmatische Masse, jene Substanz, die Strasburger Kinoplasma nennt, eine Bezeichnung, die ich beibehalte, obwohl man gegen dieselbe einige Bedenken haben kann. Sie ist nicht bloß durch Färbungsunterschiede, sondern u. a. auch durch den Umstand ausgezeichnet, daß sie sich in Salzsäure kaum verändert; unter anderem steht sie dadurch im Gegensatz zur übrigen als Trophoplasma (Nährplasma) bezeichneten Grundsubstanz der Zelle.

Strasburger hat diese charakteristische Kinoplasmamasse zunächst bei Cladophora und Bryopsis nachweisen können, sie wird schon bei anderen Schwärmern ebenso auffindbar sein, und sie ist sicher bei Oedogonium vorhanden, an deren Schwärmern sie das glänzend helle Vorderende ausmacht.

Die Kinoplasmaspitze ist es nun auch, welche die Geißeln der Schwärmer trägt. Mit Hilfe eines schwachen Knötchens angeheftet, sitzen sie zu viert kreuzweis gestellt an den Zoosporen der Cladophora, dort, wo das Kinoplasma in das eigentliche Mundstück des Schwärmers übergeht (Fig. 468, *5*). Ähnlich ist es an den Gameten derselben Gattung, sowie bei denen von Bryopsis, wo nur ein Cilienpaar ausgebildet wird, und nicht wesentlich anders verhält sich die Sache bei den Zoosporen von Oedogonium: der Unterschied ist eigentlich nur der: an der Basis der Kinoplasmamasse werden statt 2—4 etwa 100—200 Geißeln hervorgestreckt.

Selbst bei Vaucheria läßt Strasburger das Kinoplasma eine Rolle spielen; die Cilienpaare der Zoosporen sitzen nach seinen Beobachtungen jeweils einem kleinen Kinoplasmapolster auf, das in diesem Fall ein wenig nach innen eingekrümmt ist (Fig. 468, *4*).

Auf kinoplasmatische Massen sind wohl auch zum Teil die bei den Chlamydomonaden so häufigen Wärzchen an der Spitze der Zellen zurückzuführen.

Ob diese Dinge bei anderen Algengruppen, z. B. bei den Heterocontae und den Ectocarpeen genau so liegen wie bei den bisher allein berücksichtigten Chlorophyceen, ist bislang nicht klar. Es ist ja fast sicher, daß trotz der verschiedenen Anordnung und Länge der Geißeln, trotz der Differenzen in der Zahl und Lage der Chromatophoren, der Aufbau des eigentlichen Cytoplasmas bei allen Algenschwärmern übereinstimmt, ob aber auch überall das Kinoplasma so deutlich entwickelt ist, ist noch unbestimmt. Besonders für die Phaeophyceen wird man diese Frage stellen müssen, denn nach den bisherigen Angaben stehen bei diesen Geißeln und Augenfleck in sehr nahen Beziehungen; erstere scheinen wenigstens aus den letzteren zu entspringen.

Daß nun die Cilien die Bewegungsorgane der Schwärmzellen seien, bezweifelt niemand. Trotzdem bleibt der Bewegungsmechanismus unklar. Einzelne in dieser Richtung aufgestellte Vermutungen zu diskutieren, halte ich nicht für notwendig, es ist alles noch zu unbestimmt. Erwähnt mag nur sein, daß manche Autoren, z. B. Berthold, sich die Frage vorlegten, ob die Cilien allein die Bewegungsursache seien. Eine entscheidende Antwort läßt sich auch darauf nicht geben.

Sicher ist freilich, daß einige Schwärmer, z. B. diejenigen der Conferven, Botrydien usw. imstande sind, amöboide Bewegungen auszuführen, und man weiß ja auch, daß fast bei allen Algen Formänderungen der Schwärmer eintreten, wenn dieselben sich auf einem Substrat festsetzen, aber das sind doch wohl Erscheinungen, welche mit der eigentlichen Schwärmbewegung nichts zu schaffen haben.

Was wird nun aus den Geißeln unserer Schwärmzellen, wenn die Bewegungsperiode beendet ist? Für zahlreiche Flagellaten weiß man (vgl. Bd. 1.), daß sie ihre Cilien abwerfen, und für gewisse behäutete Chlamydomonaden zeigten wir, daß die Geißeln der Mutter nicht auf die Tochter überzugehen brauchen. In ähnlicher Weise werden sicher in gewissen Fällen auch von den Zoosporen der höheren Algengruppen die Cilien bei der Festsetzung und Keimung abgeworfen. Klebs gibt z. B. an, daß die Schwärmer von Ulothrix ihre Geißeln abstoßen, wenn der Körper derselben sich festgesetzt hat.

In anderen Fällen freilich ist die Sache unsicherer, schon deswegen, weil die meisten Autoren auf diesen Punkt kaum geachtet haben. Alfr. Fischer kommt aber in einer Zusammenstellung der Literatur zu dem Resultat, daß vielfach auch die Geißeln der Algenschwärmer von der Mutterzelle zurück- resp. eingezogen werden. Das wäre z. B. nach Strasburger der Fall bei der Keimung der Zoosporen von Oedogonium, Cladophora, Vaucheria usw., und bei Ectocarpus vereinigen sich ja auch die Geißeln der Gameten nach Berthold, Kuckuck u. a. wieder mit der Mutterzelle.

Entwickelung der Schwärmer.

Die Entwickelung der Schwärmer ist natürlich überall von den Autoren besprochen worden, welche die einzelnen Familien usw. bearbeiteten. Besonders eingehend aber studiert ist sie von Strasburger, Berthold, Klebs u. a.

Die meisten Beobachter hielten sich an das Studium von Cladophora, Codium, Bryopsis, Hydrodictyon, sowie von Oedogonium und Ulothrix.

Bei den Formen mit Netzchromatophor, wie Hydrodictyon, Cladophora

u. a. werden bei Beginn der Schwärmerbildung die Fortsätze des Farbträgers, welche etwa nach innen vorragen, eingezogen. Die Pyrenoide mitsamt der umgebenden Stärke werden aufgelöst, und die ev. vorhandenen Stärkemassen gleichmäßig über das Stroma verteilt. Darin stimmen Strasburger, Berthold, Klebs und Kuckuck überein, während Schmitz wohl mit Unrecht das Persistieren der Amylumkerne behauptete. Da auch das Plasma etwas schaumig wird, entsteht eine trübe Masse, gebildet durch das von Plasma dicht eingehüllte Chromatophor, durch dessen relativ enge Maschen dann noch die Kerne, die sich ev. noch mitotisch vermehrten, als helle Flecke hervorschauen. Algen mit zahlreichen Chlorophyllplättchen, wie Bryopsis u. a., verhalten sich durchaus ähnlich, das Plasma wird auch bei ihnen schaumig, die Kerne vermehren sich erheblich auf karyokinetischem Wege, und die Chromatophoren teilen sich wiederholt, natürlich in den männlichen Gametangien häufiger als in den weiblichen. Auch darin tut sich eine veränderte Situation kund, daß die Farbkörper im letzten Falle ihren Platz nahe der Zellwand verlassen und sich meistens auf die Kante stellen; das ist eine Erscheinung, welche Kuckuck auch für die Ectocarpeen angibt (1, 463).

Nach solchen Umlagerungen pflegt bei den Algen mit einigermaßen großen Zellen ein ziemlich gleichmäßiger, dicker Plasmawandbelag zu resultieren, der eine oder wenige centrale Vakuolen einschließt.

Nunmehr beginnt die Aufteilung des eben genannten Plasmamantels, welche endlich zur Schwärmerbildung führt. Der Prozeß ist aber keineswegs sehr einfach und vielleicht noch mit mehr Umwälzungen im Zellenleibe verbunden als wir heute wissen.

Bei Hydrodictyon treten im Protoplasma ganz unregelmäßige Spalten auf, welche das Chromatophor in Stücke zerlegen und regelmäßig, bandförmige oder breit plattenartig gestaltete Streifen herausschneiden (Fig. 469, *1*, *2*). Diese Stücke werden dann weiter zerfällt, bis Häufchen von mehr oder weniger regelmäßigen Umrissen entstanden sind (Fig. 469, *3*), die je einen Kern enthalten. Die Spalten aber sind niemals vollständig, deshalb erscheinen die einzelnen Teilstücke noch überall durch Plasmabrücken mit einander verbunden (Fig. 469, *4*). Sind schließlich alle Spaltungen beendet, dann schwellen die einzelnen Plasmahaufen etwas auf und werden jetzt einigermaßen regelmäßig polygonal an einander gepreßt. Daß jedes Polygon die Anlage eines Schwärmers darstellt, braucht kaum gesagt zu werden.

Protosiphon und Halosphaera (Fig. 470,7) verhalten sich ähnlich wie Hydrodictyon nach Klebs resp. Schmitz: auch bei diesen Algen entstehen zunächst größere Klumpen, welche später durch eine oder mehrere sukzedane Spaltungen weiter zerlegt werden. Unsicher ist freilich, ob nicht jene erst entstehenden großen Ballen durch simultane Teilung des Zellplasmas gebildet werden.

Eine solche wird aber besonders für Cladophora, Bryopsis u. a. von Berthold und Strasburger angegeben, während für Ulothrix wieder berichtet wird, daß die Spaltungsflächen nach einander auftreten. Erneute Untersuchung könnte hier vielleicht noch einheitliche Gesichtspunkte liefern.

Bei den meisten der bislang erwähnten Formen bilden die polygonalen Schwärmeranlagen eine einzige Schicht um die zentrale Vakuole, bei Bryopsis aber, sowie bei Chaetomorpha u. a. sind deren mehrere vorhanden. Gerade hier erscheinen die Polygone meist stark abgeflacht, im übrigen aber entstehen sie nicht anders als die einschichtigen.

Schon während oder spätestens kurz nach der Bildung jener Plasmaballen tritt bei nicht wenigen Algen die Hauptmasse des Plasmas (der ganze

wandständige Schlauch), in welchem sich die geschilderten Vorgänge abspielen, langsam aber ziemlich weit von der Wand zurück, während gleichzeitig die in solchen Fällen stets vorhandene zentrale Vakuole erheblich verkleinert wird (Fig. 470, 2, 6'. Dieser Vorgang ist bei Cladophora, Chaetomorpha, Protosiphon, Codium usw. zu beobachten, bei anderen Formen aber, z. B. bei Hydrodictyon, Bryopsis, Botrydium, Valonia, Anadyomene, Acetabularia u. a. erfolgt diese Kontraktion nicht oder doch nur

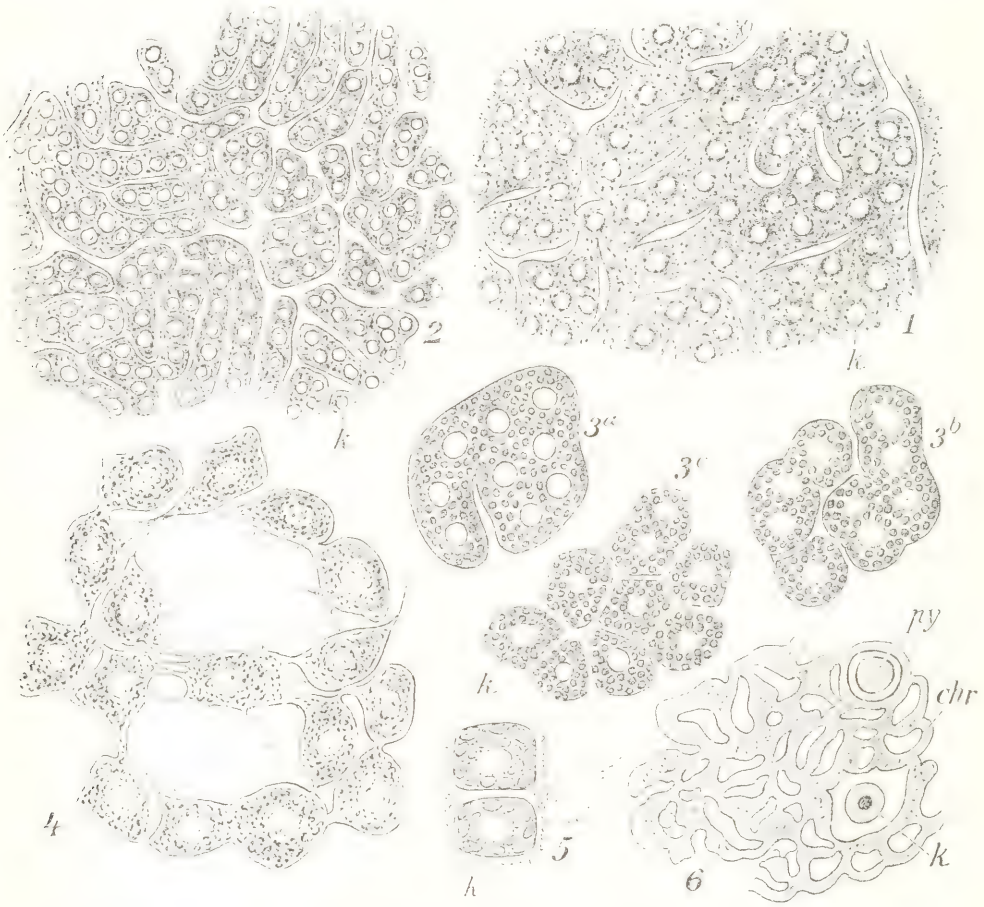


Fig. 469. Schwärmerbildung bei *Hydrodictyon* n. Klebs. *1—5* Sukzedane Zerlegung des Plasmawandbelages. *6* Stück eines Chromatophors aus einer wachsenden Zelle. *k* Kern. *chr* Chromatophor. *py* Pyrenoid.

in geringem Maße, statt dessen tritt zwar nicht immer, aber doch häufig eine andere Erscheinung auf. Das in Portionen zerlegte Plasma bildet Netze, wie wir sie u. a. in 1, 305 für Bryopsis abbildeten (vgl. auch Fig. 469, *4*), oder es häuft sich doch in gewissen Regionen der Mutterzellen in irgend einer Weise stärker an.

Die geschilderten Netzbildungen sind wohl nur in sehr großen Sporangien oder Gametangien möglich, in kleineren Zellen dieser Art fehlen sie, in

solchen bleibt vielfach alles, Vakuole, Plasma usw. am gewohnten Platze, nicht selten aber, z. B. bei Ulothrix, Chaetophoreen usw. wird die ursprünglich zentral gelegene Vakuole einseitig gegen die Zellwand herausgeschoben, während sich das Plasma an der entgegengesetzten Seite sammelt.

In gewissen Fällen endlich, z. B. bei den Ectocarpeen nach Kuckuck, wird überhaupt keine größere Zentralvakuole sichtbar.

Genauere Untersuchung zeigte, daß jene Ortsveränderungen auf eine gewisse Mittelschicht des Plasmas beschränkt sind, die freilich die Hauptmasse des Cytoplasmas ausmacht. Unbeteiligt an den Vorgängen ist auf der einen Seite die Hyaloplasmaschicht, welche der Membran anliegt, auf der anderen die Plasmalamelle, welche die Vakuolenwand darstellt. Das läßt sich ziemlich leicht an Hydrodictyon oder Bryopsis erkennen. Die in den Sporangien resp. Gametangien hell bleibenden Stellen zwischen den gefärbten Netzsträngen zeigen jene innere und äußere Lamelle deutlich, und zwar getrennt durch eine glashelle, bislang undefinierte Masse.

Bei Protosiphon, Cladophora u. a. wird die Vakuole und deren Wand besonders deutlich in dem Moment, wo die schwärmerbildende Plasmamasse von der Zellwand zurücktritt. Dieser Vorgang wird überhaupt nur möglich durch eine erhebliche Verkleinerung der Vakuole, die zweifellos Flüssigkeit abgibt und bei dieser Gelegenheit oft in mehrere Teile zerschnürt wird. Fig. 470, 6 zeigt aber auch sofort, daß die in Rede stehende innere Plasmalamelle in diesen Stadien von dem übrigen Zelleibe ganz unabhängig ist.

Das erinnert an manche Angaben von de Vries über die Vakuolenwand, doch glaube ich nicht, daß die erwähnten Prozesse einen strikten Beweis für de Vries' Auffassung von der Selbständigkeit der Vakuolenwand abgeben.

Die äußere Hyaloplasmaschicht ist in den letzten Fällen viel schwerer zu erkennen, und Strasburger wie Klebs erwähnen sie kaum, Berthold aber hat sie bei Cladophora sowohl als auch bei Codium (Mskr.) deutlich beobachtet und gefunden, daß von der dünnen wandständigen Schicht zarte Fäden nach den inneren schwärmerbildenden Massen verlaufen. Ist das, wie ich glaube, richtig, so kann man wohl annehmen, daß die aus den Vakuolen bei deren Kontraktion austretende Flüssigkeit sich in dem Raume zwischen äußerem Hyaloplasma und mittlerer Plasmamasse sammelt. Daraus wäre dann auch verständlich, daß diese Zellen ihren Turgor, wenigstens soweit ich sehe, bei den geschilderten Vorgängen nicht einbüßen. Für Cladophora, Codium u. a. liegen zwar präzise Angaben nicht vor, für Hydrodictyon aber gibt Klebs an, daß der Turgor zwar mit der fortschreitenden Schwärmerbildung sinke, daß aber noch kurz vor der definitiven Fertigstellung der Schwärmer der gesamte Protoplast der Mutterzelle durch Salzlösungen einheitlich zur Kontraktion gebracht werden kann.

Zeigt sich schon an den geschilderten Verschiebungen die geringe Beteiligung von Vakuolenwand und äußerem Hyaloplasma an der Schwärmerbildung, so lehren auch direkte Beobachtungen, daß die erwähnten kleinen Spalten, welche die Trennung der Häufchen und Ballen besorgen, vor jenen beiden Lamellen Halt machen, diese also nicht mit durchsetzen. Die Schwärmer werden also sicher der Hauptsache nach aus der Mittelschicht herausmodelliert, und die Frage wäre jetzt, ob diese in toto für die Polygone (die Anlagen der Einzelschwärmer verbraucht wird. Ich glaube nicht. Klebs schildert für Hydrodictyon wir erwähnten das schon oben daß auch nach Fertigstellung der Plasmaballen verbindende Stränge übrig bleiben (Fig. 469, 4). Man könnte nun, wie Strasburger das für Cladophora auch getan, annehmen, daß dieselben schließlich reißen und dann

eingezogen werden. Allein dem widerspricht doch Fig. 469, 5, in welcher die Zoosporenanlage gerade gegen jene helle Fadensubstanz scharf abgegrenzt erscheint, dieselbe wird danach kaum für die Schwärmerbildung selbst Verwendung finden. Klebs spricht denn auch von einer Zwischensubstanz, welche »aufgebraucht« werde. Berthold (Mskr.) hat ebenfalls solches Zwischenplasma gefunden und bildet dasselbe z. B. in seiner durch Fig. 472, 2, 3 wiedergegebenen Zeichnung für Codium äußerst deutlich ab, auch bei Bryopsis usw. sah er ähnliches. Danach ist kein Zweifel, daß auch von der Mittelschicht bei der Schwärmerbildung Reste übrig bleiben. Sie erscheinen bei der Reife der ganzen Organe als mehr oder weniger große Ballen, welche im leeren Sporangium liegen bleiben.. Gelegentlich sind diese Reste sogar mit Chlorophyllkörperchen versehen, und es scheint fast, als ob bisweilen selbst einzelne Kerne übrig bleiben können, die sich dann mit etwas Plasma zusammen zu Zellchen gestalten. Ob diese entwickelungsfähig sind, ist zweifelhaft.

Auch in anderen Gruppen, welche wie die Conjugaten keine beweglichen Gameten bilden, wird nicht immer alles Plasma der Mutterzellen bei der Kopulation verbraucht. Das ist besonders deutlich bei Mesocarpus (Fig. 39, 1, 6d), dürfte aber auch sonst vorkommen.

In den Darstellungen sind Vakuolenwand, Hyaloplasma und Mittelschicht meistens getrennt behandelt worden, und ich bin der Übersichtlichkeit halber diesem Brauche gefolgt. Es ist aber doch fraglich, ob es gerechtfertigt ist, jene drei Schichten als etwas in Wirklichkeit Gesondertes anzusprechen.

Ich bin mit Pfeffer nicht überzeugt, daß die Vakuolenwand ein spezifisches Organulum der Zelle ist, und ich glaube das noch weniger bezüglich der äußeren Hautschicht. Deswegen halte ich es auch für zulässig, in unserem Falle alle übrigbleibenden Reste als etwas Einheitliches zu betrachten und sie als Periplasma zu bezeichnen, wie das schon von verschiedenen Autoren geschehen ist. Damit nähert man sich aber sehr der Berthold'schen Auffassung, der die Bildung der Schwärmer bei den Algen, ev. auch bei den Saprolegnien usw., als eine freie Zellbildung betrachtet. Ebenso wie die Sporen im Ascus, werden nach ihm die Schwärmer verschiedenster Art aus der Mitte des Cytoplasmas herausmodelliert, der übrig bleibende Rest wird beseitigt. Mir scheint diese Auffassung wohl plausibel, um so mehr, als Berthold fand, daß bei Bryopsis u. a. in den Ballen resp. Polygonen, wie sie der Fig. 469, 3c entsprechen, noch eine Kontraktion und darauf folgend eine zweite Schwellung stattfindet. Erst nach dieser ist die Schwärmerbildung vollends beendet. Klebs u. a. stimmen Berthold in der letzten Auffassung nicht ganz zu, allein sie erklären auch nicht ausreichend Funktion und Verbleib des Periplasmas. Demnach muß hier wohl erneute Untersuchung entscheiden, die auch herauszubringen hätte, ob das Periplasma ev. einmal fehlen kann.

Wir haben von den Vorgängen innerhalb der Ballen resp. Polygone wenig geredet, das soll jetzt nachgeholt werden. Die Kerne liegen, wie Berthold und Strasburger zeigten, zunächst in normaler Stellung innerhalb der Chromatophorenschicht. Später aber kehrt sich die Sache um, die Kerne rücken ganz nach auswärts, tunlichst an die Hyaloplasmaschicht heran, und der grüne plasmatische Ballen gruppiert sich nach einwärts gleichmäßig um den zugehörigen Zellkern (Fig. 470, 7, 8). Auch da, wo sich das Mittelplasma von der Wand zurückzieht, ist in den einzelnen Haufen der Kern auswärts gekehrt. Die anfangs unregelmäßig gelagerten Chromatophoren ordnen sich später wieder regelmäßig, indem sie an die Peripherie der Einzelballen wandern und sich dort parallel zur Oberfläche derselben

festsetzen. Inzwischen beginnt in unmittelbarer Nähe des Kernes die Ausbildung der Geißeln.

Die Vorgänge werden am besten verstanden, wenn wir zunächst einmal die bequemer übersehbaren Prozesse bei Oedogonium berücksichtigen. Hier beginnt die Bildung der einzigen Zoospore damit, daß der Kern (Fig. 470, *4*) ganz nahe an irgend eine Stelle der Längswand heranrückt; an jener Stelle sammelt sich dann nach STRASBURGER sehr reichlich Kinoplasma an, und

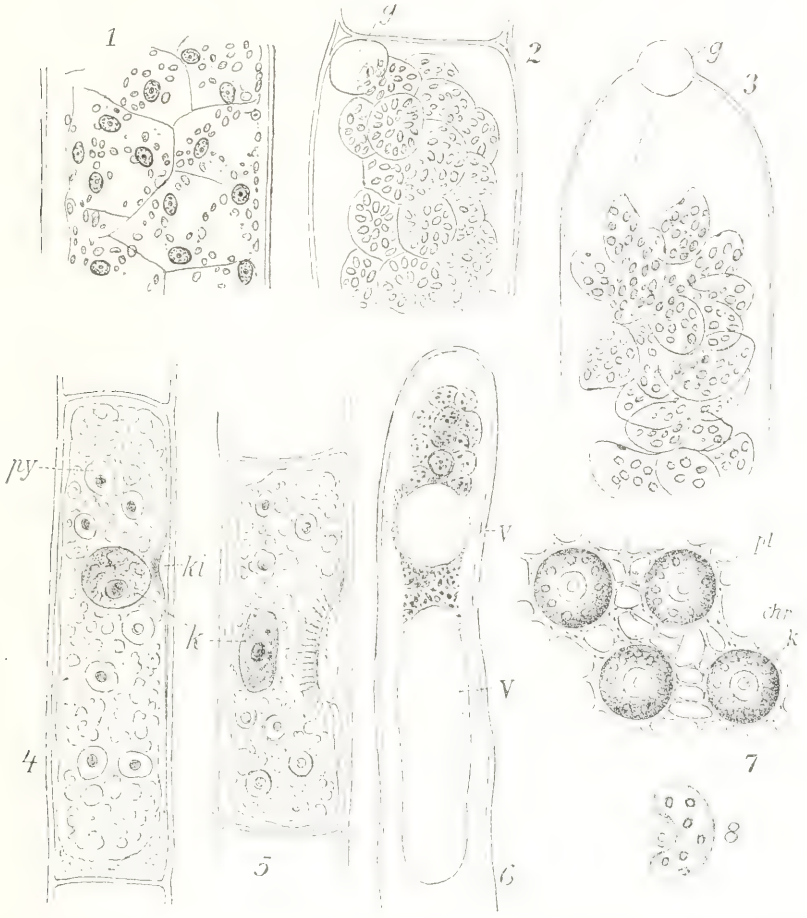


Fig. 470 n. STRASBURGER, KLEBS und SCHMITZ. *1—3* Zoosporenbildung bei *Cladophora*. *4, 5* dasselbe bei *Oedogonium*. *6* desgl. bei *Protosiphon*. *7, 8* desgl. bei *Halosphaera*. *g* Gallerte. *k* Zellkern. *py* Pyrenoide. *chr* Chromatophoren. *v* Vakuolen. *pl* Plasma (Periplasma). *ki* Kinoplasma.

wenn die glänzende, hyaline Masse in Gestalt einer flachen Linse entwickelt ist, treten aus dem Rande derselben die Geißeln hervor (Fig. 470, *5*). Inzwischen wanderte der Kern vom Mundende zurück.

Jeder Ballen in den Zellen anderer Algen, welche mehrere Schwärmer erzeugen, verhält sich nun ganz zweifellos ebenso wie eine ganze Oedogoniumzelle. Nach STRASBURGER sammelt sich auswärts vor jedem Kern Kinoplasma und aus diesem werden die Geißeln seitwärts pseudopodienartig

hervorgestreckt, mögen nun die Schwärmer in einer oder in mehreren Lagen in der Mutterzelle entstehen. Während dieser Zeit pflegen auch die Schwärmer ihre definitive Gestalt anzunehmen.

In seinen älteren Arbeiten schloß Strasburger mit anderen Autoren das Hyaloplasma von der Schwärmerbildung aus, in der letzten Publikation aber gibt er — freilich nur ganz kurz — an, daß sowohl bei Oedogonium als auch bei Cladophora die plasmatische Hautschicht der Mutterzelle für die Schwärmerbildung mit verwendet werde. Das widerspricht den Angaben Berthold's u. a., sowie auch den oben allgemein angestellten Erwägungen; deshalb wäre eine Nachprüfung wohl erwünscht, besonders auch mit Rücksicht auf die Frage, ob jeder Schwärmer etwas von der Haut seiner Mutter mitbekommen muß. Letzteres ist so gut wie ausgeschlossen bei Bryopsis, Chaetomorpha usw., wo ja die Schwärmer in mehreren Lagen über einander liegen.

Mit dem Gesagten sind natürlich noch lange nicht alle Varianten der Schwärmerentwickelung wiedergegeben. Wir haben hier die Chlorophyceen in den Vordergrund gestellt und die Vorgänge bei den Ectocarpeen etwas in den Hintergrund treten lassen, weil schon im Spezialkapitel über diese manches erzählt ist, und weil außerdem die Spermatozoidbildung der Fucaceen, die wir im nächsten Abschnitte bringen, sehr viele Ähnlichkeiten mit der Schwärmerbildung bei den Ectocarpeen hat. Aber auch aus anderen Gruppen fehlt manches, weil Untersuchungen fehlen. Nur einiges wenige kann noch berichtet werden.

Die Entwickelung der Vaucheria-Schwärmer, oder besser des Sporangiums, ist nicht so übermäßig verschieden von der Entwickelung des gleichnamigen Organs bei anderen Algen. Wie bei Cladophoren, Codien usw. treten die Kerne zwischen den Chromatophoren hindurch an die Hautschicht des Plasmas heran, hier sammelt sich jedem Kern gegenüber Kinoplasma und aus diesem wachsen je zwei Cilien hervor. Der Unterschied von Hydrodictyon u. a. besteht also, das ist ganz klar, nur in dem Unterbleiben der Spaltenbildung, und auch dadurch wird die Annahme gestützt, daß die Schwärmer der Vaucherien nichts anderes sind, als in toto ausgeschlüpfte Sporangien (**1**, 321).

A priori würde man wohl annehmen, daß die Kernteilungen in den jungen Sporangien so lange fortgesetzt werden, bis die Kernzahl erreicht ist, welche der Menge der zu bildenden Schwärmer usw. entspricht. Ich glaube auch, daß dies für nicht wenige Fälle zutrifft, aber es dürften doch auch Ausnahmen vorkommen. Speziell für Derbesia gibt Berthold an, daß in den jungen Sporangien viel mehr Kerne vorhanden sind, als nachher Schwärmer gebildet werden. Nach ihm verschmelzen später mehrere Kerne mit einander und der Fusionskern stellt dann erst den Nucleus einer Zoospore dar. Solche Vorgänge würden nicht vereinzelt dastehen, wenn die Angabe von Klebs, wie ich annehme, richtig ist, wonach auch bei Hydrodictyon zeitweilig die Zahl der Kerne die Zahl der später zu bildenden Zoosporen überwiegt. Doch ist dies und ähnliches bislang nicht eingehender und auch nicht vergleichend untersucht, deshalb wird man kaum in der Lage sein, jetzt ein abschließendes Urteil zu gewinnen.

Die Bildung der Florideentetrasporen klingt in mancher Beziehung an die Vorgänge bei den Ectocarpeen an. In den Mutterzellen sammelt sich reichlich Protoplasma, das von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt wird (Went, vgl. auch **1**, 652). Nach Berthold entstehen durch zweimalige Mitose vier Kerne in der Mutterzelle. Diese wandern gegen die Zelloberfläche und ordnen sich nach den Ecken eines Tetraeders an. Dann beginnt bei Chylocladia die Anlage der Zellwände nicht simultan, sondern sukzedan. Der ursprüngliche Zellraum wird von Membranleisten zerfällt, welche, wie bei Spirogyra, auf der inneren

Wandfläche angelegt, allmählich nach innen vordringen und erst ziemlich spät zusammenschließen. Über andere Gattungen finde ich keine genaueren Angaben.

Daß Davis bei den mit fraglichem Prozeß verknüpften Kernteilungen von Corallina keine Besonderheiten nachweisen konnte, erwähnten wir schon **1**, 652. Das ist nicht ohne Interesse, weil zuerst Mottier, dann Williams zeigten, daß die Dictyotaceen tatsächlich eine Reduktion der Chromosomenzahl im Tetrasporangium vornehmen. Wir kommen auf die Sache im Abschnitt über den Generationswechsel zurück.

Die Entleerung der Schwärmer.

Nachdem wir die Entstehung der Schwärmer bis zum Reifestadium verfolgt haben, wäre jetzt die Frage nach der Entleerung derselben aus der Mutterzelle zu streifen. Auch diese Dinge liegen nicht übermäßig klar; sie sind kaum konsequent und vergleichend untersucht, denn die meisten Monographen behandeln diesbezügliche Tatsachen nur nebenbei, Walz allein macht besondere Angaben, und Genaueres finden wir auch bei Klebs und Berthold (Mskr.).

Bei Bryopsis, Codium, Cladophora usw., überhaupt wohl bei Algen mit recht großen Sporangien oder Gametangien geraten die Schwärmer schon in der Mutterzelle in lebhafte wimmelnde Bewegung, die verbunden ist mit gegenseitigem Stoßen und Drängen der Zoosporen oder Gameten. Die Bewegung ist so stark, daß dadurch die großen zentralen Vakuolen in Mitleidenschaft gezogen werden und anfangen zu wackeln. Die genannten Algen, welche diese Erscheinung zeigen, lassen meistens ihre Schwärmer einzeln oder in ganz kleinen Gruppen aus einer ziemlich engen Öffnung austreten (Fig. 472, *5*). Doch sind beide Prozesse nicht immer verknüpft, denn die Gameten der Ectocarpeen treten zwar im allgemeinen einzeln aus den Gametangien hervor, zeigen aber in diesen nur geringe Bewegung. (Vgl. Fig. 283, **1**, 466).

Andere Algen dagegen lassen ihre Schwärmer nicht einzeln austreten. Bei Ulothrix (Fig. 471, *1*), Protococcoideen (z. B. Trochiscia Wille), Halosphaera usw. [auch bei Oedogonium (Fig. 471, *2*)] sind die Schwärmer in der Mutterzelle von einer hyalinen Blase umgeben und treten auch von dieser umschlossen aus einer verschieden entstehenden Öffnung aus. Erst wenn der ganze Schwärmerballen ins Freie gelangt ist, beginnt, wenigstens für gewöhnlich, die Bewegung, und dann findet auch eine Zerstörung der Blase durch Quellen oder Zerreißen statt.

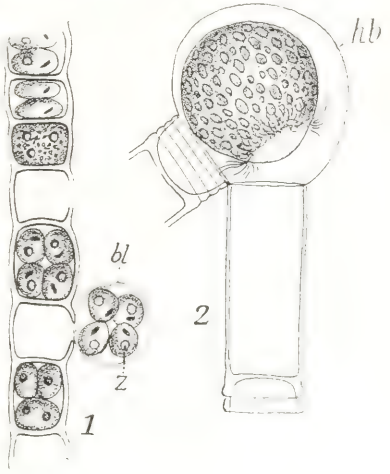


Fig. 471. n. Klebs u. Hirn. *1* Entleerung der Zoosporen bei *Ulothrix*. *2* dass. bei *Oedogonium*. *bl* resp. *hb* Hüllblase. *z* Zoosporen.

Die Zoosporen der Ectocarpeen treten nach Kuckuck auch in einem zunächst unbeweglichen Klumpen aus dem unilokulären Sporangium aus. Sie werden aber nicht durch eine hohle Blase umhüllt, sondern durch Schleimmassen zusammengehalten, welche sie dann, oft mit einem Ruck, verlassen.

Die Öffnung, aus welcher die Schwärmer in der einen oder anderen Weise hervortreten, kann in recht verschiedener Weise gebildet werden.

Die Hypnocysten von Acetabularia öffnen sich mit einem Deckel, bei Oedogonium entsteht der bekannte Ringriß (Fig. 471, *2*), und bei Hydrodictyon, Halosphaera usw. wird die ganze Membran oder doch deren äußerste Schichten mehr oder weniger zerfetzt.

Anders liegen die Dinge bei den plurilokulären Sporangien der Ectocarpeen usw., hier werden bekanntlich die inneren Wände der kleinen Zellen aufgelöst, und die Gameten treten aus einer Öffnung am Scheitel, seltener an der Seite des ganzen Organes heraus.

Das führt dann hinüber zu den überaus zahlreichen Fällen, in welchen eine regelrechte, runde Öffnung durch Verquellen einer scharf umschriebenen Membranstelle herbeigeführt wird, wie das bei Ulothrix und Verwandten, bei Cladophoreen, Siphoneen usw., sowie auch bei den unilokulären, ja sogar bei manchen plurilokulären Sporangien der Phaeosporeen Regel ist. Die Löcher liegen natürlich seitlich an Zellen, welche sich im Fadenverbande befinden, nehmen dagegen häufig die Spitze der Sporangien oder Gametangien ein, wo diese frei sind. (Fig. 470).

Der Quellungsprozeß, welcher der Lochbildung vorausgeht, ist im einzelnen wohl etwas verschieden: häufig sieht man bis zum letzten Augenblicke kaum eine Andeutung der zukünftigen Öffnung, häufig aber macht sich der Vorgang, z. B. bei Cladophora (Fig. 470, *3*), Codium u. a. schon ziemlich lange vorher bemerkbar, indem durch Umwandlung der Zellwand) eine linsenförmige, hyaline Gallertmasse an der entscheidenden Stelle (Fig. 470, *3*) gebildet wird, welche endlich so weit aufquillt, daß die Schwärmer hindurchtreten können. Solche quellende Gallertmassen bilden nach Berthold (Mskr.) bei Codium ziemlich lange Röhren (Fig. 472, *5*), und diese leiten nach unserem Autor die Gameten aus den ziemlich tief im Gewebe liegenden Gametangien an die Oberfläche des Thallus.

Das alles betrifft aber nicht den eigentlichen Entleerungsmechanismus, d. h. die Frage: Welche Kräfte befördern den oder die Schwärmer hinaus? Da ist nun für eine Anzahl von Fällen wohl sicher, daß quellende Schleimmassen die Arbeit verrichten. Walz schildert, wie bei Cladophora die inneren Schichten der Sporangienwand aufquellen, dabei verändern sie sich auch chemisch, denn sie färben sich mit Jod bläulich oder schwach violett, während die fest bleibenden äußeren Membranschichten durch dies Reagens nur gelb werden. Die immer mehr quellenden Massen drängen die Zoosporen zur Öffnung hinaus und gelangen nach Walz dabei zum Teil selber ins Freie. Wasser entziehende Mittel hemmen den Austritt aus naheliegenden Gründen. Unbewegliche oder abgetötete Zoosporen werden auch ausgestoßen, woraus Walz mit Recht schließt, daß die Bewegung der Zoosporen bei der ganzen Frage nicht das Entscheidende sei.

Für die Gametangien von Hydrodictyon schildert Klebs in ganz ähnlicher Weise die Verquellung der inneren Membranschichten, während die äußeren auch hier fest bleiben. Die Gameten werden zum Unterschiede von Cladophora, wie schon erwähnt, frei durch einfaches Aufreißen der peripheren Membranlamellen.

Noch weiter geht der Quellungsprozeß in den Zoosporangien von Hydrodictyon, hier wird die ganze Membran zu Gallerte, mit alleiniger Ausnahme der Cuticula; letztere blättert gleichsam ab, und die jungen Netze werden durch völlige Verquellung der Gallerte ganz frei.

Auch bei Chaetophora-Arten verquillt nach Walz die ganze Membran.

Im Anschluß an solche Fälle kann dann wohl Halosphaera Erwähnung finden. Hier reißt nach Schmitz (vgl. Fig. 112, 1, 180) die äußere Membranschicht der Kugel auf, die innere tritt heraus und entleert die in ihr enthaltenen Schwärmer dadurch, daß sie zu einer vollkommen weichen Gallerte wird. Wenn Schmitz das auch nicht genau angibt, muß man doch wohl unter Hinweis auf die Fucus-Oogonien und Antheridien annehmen, daß die Membran der Halosphaera im entscheidenden Moment aus drei Schichten besteht, die man wie dort Epi-, Meso- und Endochiton nennen kann. Während die äußere und innere Wandschicht zunächst fest bleiben, wird die mittlere vermutlich gallertig weich und ermöglicht so das Gleiten beim Ausschlüpfen der Kugel.

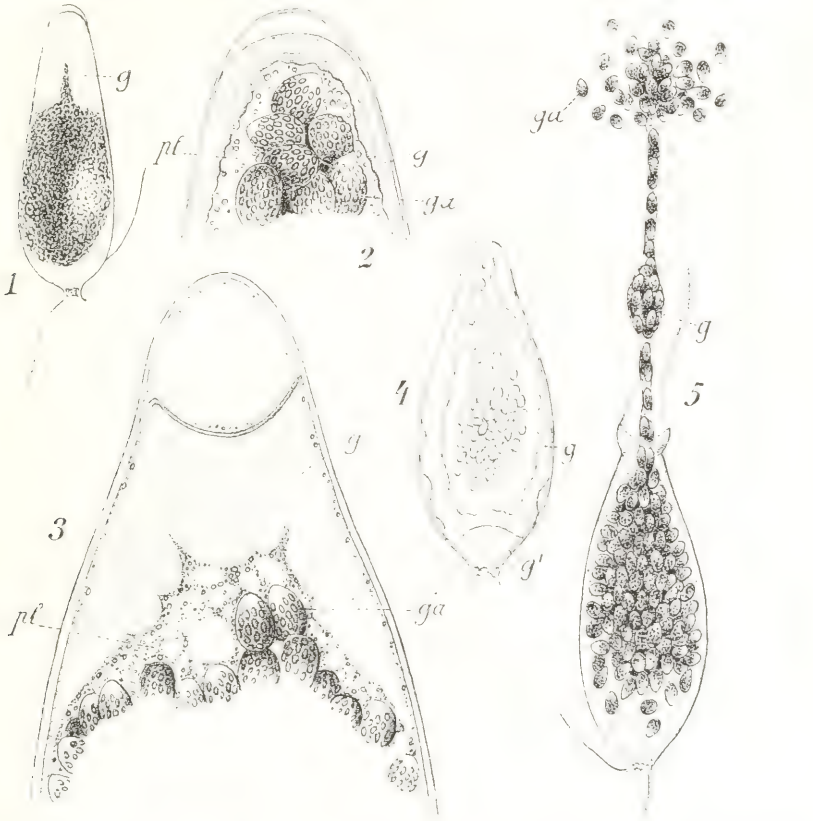


Fig. 472. Gametangien von *Codium elongatum* resp. *Cod. Bursa* (*4*). Orig. Berthold. *1*—*3* Vorbereitung zur Entleerung, *4*, *5* Entleerung der Gameten. *g* u. *g'* Gallerte. *pl* Plasma (Periplasma). *ga* Gameten.

In den besprochenen Fällen handelt es sich nach allen vorliegenden Angaben um die ursprüngliche Membran des Sporangiums usw., resp. um deren Umbildungsprodukte. Es gibt aber Algen, bei welchen gallertähnliche Massen an der Innenseite der Wandung durch Ausscheidung aus dem Plasma ausgebildet werden.

Dahin dürfte zunächst Oedogonium gehören. Die Blase, welche die Schwärmer dieser Alge bei deren Austritt umgibt (Fig. 471, *2*), wurde im Innern der Mutterzelle schon von de Bary und Walz, später von Strasburger, Klebs und Hirn auf ziemlich frühen Stufen erkannt, während

Pringsheim unrichtig behauptete, sie entstehe erst in dem Moment, in welchem die Zoospore die Mutterzelle verläßt. Sie liegt der Zoospore eng an und gibt auch bereits in der Mutterzelle mit Jodlösung eine violette Färbung. Die Blase färbt sich außerdem (nach Hirn) mit Jod und Schwefelsäure blau. Schon de Bary sprach das fragliche Gebilde als ein besonderes Ausscheidungsprodukt des Zellenleibes an, und diese Auffassung wird bestätigt durch Befunde von Klebs und Hirn, wonach plasmolysierte Zoosporenmutterzellen ebenfalls jene Schicht entwickeln und zwar als Hülle um die kontrahierte Plasmamasse. Wie nun die Zoospore nebst Blase entleert wird, ist nirgends angegeben. Konsequenterweise muß man wohl vermuten, daß auch die innere Lamelle der ursprünglichen Wand quillt und so die Blase heraustreibt. Ähnlich liegen die Dinge bei Ulothrix, Trochiscia (Wille) u. a., auch hier wurden die angegebenen Reaktionen der Blase wahrgenommen.

Aber nicht bloß solche Algen, deren Schwärmer in einer Blase austreten, besitzen sekundär aufgelagerte Gallertschichten, solche kommen, wie mir nach Bertholds Angaben (Mskr.) nicht zweifelhaft ist, u. a. auch bei Codien vor. Unser Autor fand bei Codium Bursa nicht bloß an der Basis der Gametangien eine hyaline linsenartige Masse (*g'* Fig. 472, *4*), sondern auch eine dicke Gallertschicht zwischen Schwärmermasse und Wand (*g* Fig. 472, *4*), welche an Volum langsam zunahm, als die Zoosporen austraten. Daß sie die Ursache für den Austritt der letzteren ist, kann man kaum bezweifeln. Über die Entstehung der Gallerte kann man bei Codium Bursa noch zweifelhaft sein, bei C. elongatum dagegen nicht mehr. Hier wird am Oberende der Gametangien eine kappenartige Schleimschicht angelagert (*g* Fig. 472, *2*), welche an der Spitze des Ganzen recht dick ist, sich nach unten hin aber auskeilt. Unmittelbar vor Öffnung der betreffenden Organe quellen jene Schleimmassen stark auf (Fig. 472, *1*, *3*) und zeigen dabei eigenartig radiäre Streifung. Die Quellung kann so weit gehen, daß fast die ganze Spitze mit Schleim gefüllt ist. Nun öffnet sich das Gametangium und die Schwärmer treten hervor, zweifellos getrieben durch die quellenden Gallertmassen. Ob noch andere Faktoren dabei mitwirken, bleibt vorläufig zweifelhaft.

Die Quellung der eigentlichen Sporangienmembran auf der einen, die Anlagerung neuer Schichten auf der anderen Seite sind zunächst scheinbar recht verschiedene Dinge. Aber auch hier ist Nachuntersuchung, wie mir scheint, vonnöten, um ev. die Gegensätze zu mildern.

In allem, was wir bislang über Entleerung der Schwärmer berichteten, spielt die plasmatische Hautschicht der Sporangien usw. keinerlei Rolle. Klebs gibt auch für Hydrodictyon an, daß das gesamte Periplasma (Hautschicht und andere Reste) zu Klümpchen geballt werde und tatenlos irgendwo liegen bleibe, und ähnliches geht aus Berthold's Angaben über Codium hervor.

Ob dem freilich überall so sei, ist nicht ganz klar, besonders die älteren Autoren von Cohn bis auf Dodel und Strasburger geben für Ulothrix und ähnliche Algen an, daß die äußere plasmatische Hautschicht persistiere, ja, sie lassen sogar die Hüllblase aus ihr hervorgehen. Strasburger hat freilich seine Meinung später modifiziert, und ich glaube vorläufig nicht, daß in irgend einem Falle Reste des Zellplasmas bei der Schwärmerentleerung aktiv beteiligt sind, vermute vielmehr, daß quellende Gallertmassen, mögen sie der Membran direkt entstammen oder ihr nachträglich aufgelagert sein, die wesentlichen, rein mechanisch wirkenden Kräfte für die Entleerung der Sporangien und Gametangien liefern.

Literatur.

Hier ist nur das Wichtigste angeführt. Man vergleiche die Literaturübersicht am Schluß der Kapitel über die einzelnen Familien im ersten Bande.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Fischer, A., Über die Geißeln einiger Flagellaten. Pringsh. Jahrb. 1894. **26.** p. 187.

—— Unters. über Bakterien. Pringsh. Jahrb. 1894. **27.** p. 1.

Klebs, G., Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum Roth. Bot. Ztg. **49.** 1891.

—— Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena. 1896.

Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis einiger Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Botan. Zentralbl. 1891. **48.**

Overton, Beitr. zur Kenntnis d. Gattung Volvox. Botan. Zentralbl. 1889. **39.** p. 115.

Pfeffer, W., Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. d. math.-phys. Kl. der k. sächs. Akad. d. Wiss. 1890. **16.** Nr. 2.

Strasburger, E., Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Histol. Beitr. 1900. **6.**

—— Schwärmsporen, Gameten, pflanzl. Spermatozoiden u. d. Wesen d. Befruchtg. Histol. Beitr. 1892. IV.

Walz, J. Über die Entleerung der Zoosporangien. Botan. Ztg. 1870. **28.** p. 690.

Went, C. F. A. F., Die Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Jahrb. 1890. **21.** p. 299.

Wille, N., Studien über Chlorophyceen. Meddelelser fra den biologiske Stat. ved Dröbak. Videnskabsselskabets Skrifter. I. Math.-nw. Cl. 1900. Nr. 6.

2. Spermatozoiden und Spermatien.

Die Samenfäden vieler Algen weichen in ihrem Aufbau nicht nennenswert von den Zoosporen aus den gleichen Verwandtschaftskreisen ab. Sie stellen vielfach nur Miniaturausgaben der letzteren dar und unterscheiden sich dann von den ungeschlechtlichen Schwärmern durch zwei Punkte: Die Kerne pflegen im Verhältnis zum übrigen Zellplasma recht groß zu sein, und außerdem haben die Chromatophoren, die an sich schon recht klein zu werden pflegen, statt der grünen eine gelbliche oder eine sonst von der normalen abweichende Färbung.

Das alles gilt u. a. von den Sphaeropleaceen, den Oedogoniaceen, den Fucaceen, aber nur noch z. T. von den Volvocinen. Die bekannten langgestreckten Spermatozoiden tragen bei Eudorina ihre Geißeln noch ganz an der Spitze, bei Volvox dagegen (vgl. 1, 160) sind diese Organe seitlich angeheftet. Strasburger erklärt das durch ein einseitiges Auswachsen des Mundstückes; er meint, die körnige Masse des letzteren sei seitlich an dem geißeltragenden Kinoplasma vorbeigewachsen und habe dieses damit verschoben. Der Spermakern ist bei Eudorina gerundet und liegt wie immer unter der Mundstelle, bei Volvox dagegen ist er mehr nach vorn vorgeschoben und außerdem stäbchenförmig. Overton und besonders Strasburger sehen in der seitlichen Stellung der Geißeln sowie in der Stäbchenform des Kernes eine Annäherung an die bei Charen, Archegoniaten usw. wahrgenommenen Erscheinungen.

An solche Samenfäden schließen sich dann andere, welche auf Mitnahme von Chromatophoren ganz verzichten und außerdem meistens ihren Kern im Verhältnis zum Plasma noch mehr vergrößern als das bei den vorhin erwähnten schon der Fall war. Zu den chromatophorfreien männlichen Zellen gehören diejenigen der meisten Coleochaeten, die Spermatien der Florideen, die Samenfäden der Vaucherien und der Characeen. Die Spermatozoiden und Spermatien der erstgenannten Gruppen bieten in D.O.

nichts Auffälliges. Auch die gleichnamigen Körper der Vaucherien weisen trotz der einseitigen Insertion der Geißeln und des relativ großen Zellkernes nicht viel besonderes auf, dagegen sind die Samenfäden der Characeen so abweichend von allen anderen Algenschwärmern gebaut, daß man schon daraufhin geneigt sein könnte, die ganze Gruppe von den Algen zu trennen.

Durch die Spiralwindungen und sonstigen Gestaltungsverhältnisse nähern sich die Spermatozoiden der Charen so sehr denjenigen der Archegoniaten, daß sie seit langer Zeit das Lieblingsobjekt spermatogenetischer Forschungen gewesen sind, und trotzdem hat erst in der jüngsten Zeit ihr Bau und ihre Entstehung eine — wenigstens annähernd — endgültige Klärung erfahren. Eine solche resultierte besonders aus den Arbeiten Belajeff's, die auch einen historischen Überblick gewähren; seine Resultate wurden im wesentlichen von Strasburger bestätigt. Mottier gibt einige Abweichungen an. Die älteren Untersuchungen von Goebel (der auch Hofmeister und Schacht würdigt), Strasburger, Guignard u. a. hatten in erster Linie die Kernnatur der Charaspermatozoiden betont, während Schmitz, Zacharias u. a. schärfer als die oben genannten darauf hinwiesen, daß man es mit einer vollständigen Zelle zu tun habe. Letztere Angabe ist tatsächlich richtig. Sowohl das Vorder- wie das Hinterende des Ganzen bestehen ausschließlich aus Plasma Fig. 475, *9*, *10*), das Mittelstück dagegen wird von dem Kern eingenommen, doch auch diesen überzieht eine Plasmahaut, welche speziell auf der Innenseite der Schraubenwindung deutlich erkennbar ist. An dem ziemlich scharf zugespitzten Vorderende stehen die beiden langen Geißeln seitwärts, sie sind einem Streifen von dichtem, völlig homogenem Plasma eingefügt, den die Autoren als Blepharoplasten auch hier zu bezeichnen pflegen. Letzterer zieht sich nach Mottier über die ganze Länge des Spermatozoids hin.

Dort, wo die Spermatozoiden nur verkleinerte Zoosporen darstellen, ist ihre Entwickelung natürlich auch nicht wesentlich verschieden von der Bildung der Schwärmer, wie sie oben geschildert wurde. In den spermatozoidbildenden Ringen der Sphaeroplea z. B. wiederholt sich alles, was wir oben für Chaetomorpha oder Bryopsis usw. beschrieben haben; bei Oedogonium entstehen die Spermatozoiden ebenso wie die großen Zoosporen, und wenn Eudorina oder Volvox sich zur Bildung ihrer Spermatozoidbündel anschicken, so vollziehen sich zunächst in der Mutterzelle Teilungen, als ob Parthenogonidien erstehen sollten. Erst spätere Vorgänge sorgen dafür, daß die entstehenden Zellchen nicht zur Kugel zusammenschließen, sondern zur Spindelform auswachsen. Die hier erwähnten Vorgänge erinnern auch insofern an die vegetative Vermehrung, als Geißeln und Augenfleck der Mutterzelle verloren gehen und nicht auf ein Spermatozoid übertragen werden.

Fucaceen. Die Spermatozoidbildung der Fucaceen klingt auch an die Schwärmerentwickelung bei den Phaeophyceen und sogar an diejenige bei den grünen Algen an. Guignard studierte die Vorgänge näher und da er einen ziemlich genauen Einblick in dieselben gewann, mögen sie etwas ausführlicher besprochen sein. Der Autor fand in den jungen Antheridienanlagen einen Kern und einige farblose Chromatophoren. Der Kern teilt sich karyokinetisch, und schließlich liegen 64 Kerne im Antheridium ziemlich gleichmäßig verteilt. Inzwischen haben sich auch die Chromatophoren vermehrt, und jedem Kern wird eins derselben, ausnahmsweise deren zwei, zugesellt (Fig. 473, *2*). Vorgreifend bemerke ich, daß die anfangs ungefärbten Chromatophoren nach Guignard später gelb werden, dann aber wandeln sie

sich vollständig in den roten Augenfleck um, wie auch die Angaben von Schmitz, Behrens und Strasburger dartun.

Liegen Chromatophoren und Kerne paarig beisammen, dann treten im Plasma Trennungslinien resp. Flächen auf, welche die ganze Masse in so viele Portionen zerlegen wie Kerne vorhanden sind. Die Trennungsflächen bestehen aus körniger Masse (Fig. 473, *3*). Die Portionen runden sich jetzt kugelig gegen einander ab (Fig. 473, *4*) und nun beginnt, von dem

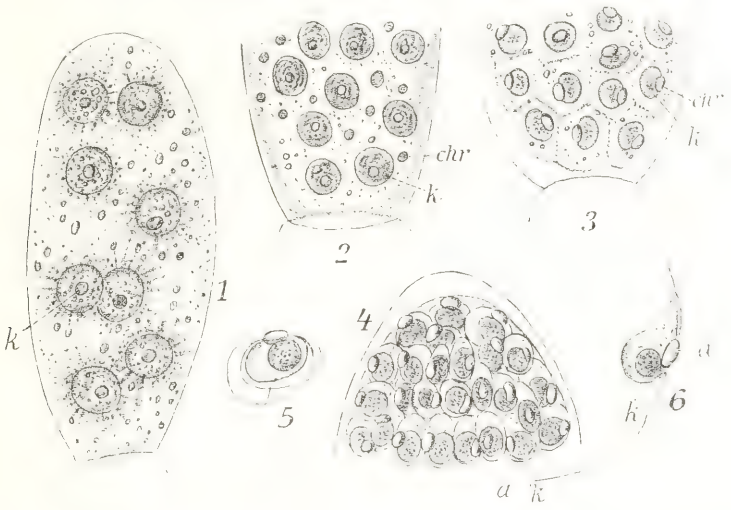


Fig. 473. Entwickelung der *Fucus*-Antheridien n. Guignard. *1* Junge Anlage mit wenigen Kernen. *2* Untere Hälfte eines Antheridiums nach Beendigung der Kernteilung. *3* Dasselbe nach Anlage der Trennungsflächen. *4* Spitze eines Antheridiums nach Abrundung der Spermatozoiden. *5* Spermatozoid mit gerollten Geißeln. *6* dasselbe frei. *k* Kern. *chr* Chromatophor, später Augenfleck (*a*).

Augenfleck aus, die Bildung der Geißeln. Da diese später um die kugeligen Spermatozoidanlagen in einer oder zwei Windungen geschlungen sind (Fig. 473, *5*), nimmt Guignard an, daß sie sich aus dem peripheren Plasma der letzteren herausdifferenzieren. Allein es wird doch wohl noch einmal zu prüfen sein, ob sich nicht der Bildungsvorgang abspielt, den Belajeff für die Spermatozoiden der Charen schildert. Wir berichten unten, daß bei jener Gruppe die Geißeln vom Blepharoplasten her um die Spermatozoidanlagen herumwachsen.

Die Geißeln rollen sich ab, wenn das seitlich etwas abgeflachte Samenkörperchen aus der Hülle in der in **1**, 522 geschilderten Weise hervortritt.

Bei der Abrundung der Plasmaportionen zeigt sich, daß die körnigen Grenzflächen nicht mit in der Bildung der Spermatozoiden aufgehen. Sie nehmen überhaupt an der weiteren Entwickelung keinen Anteil und bleiben unbrauchbar liegen. Man wird deshalb kaum umhin können, auch sie als periplasmatische Gebilde anzusprechen, und man wird in ihnen vielleicht die letzten Andeutungen für einstmals vorhandene Anlagen fester Zellulosewände sehen, zeigten wir doch schon oben (**1**, 468), daß die plurilokulären Sporangien der Ectocarpeen phylogenetisch die Basis für die Antheridien der höheren Braunalgen abgegeben haben.

Zu leugnen ist freilich auch nicht, daß erhebliche Anklänge an die Entwickelung der unilokulären Sporangien vorhanden sind. Ein Blick

auf Klebahn's Bilder, die wir auf S. 463, Bd. I, wiedergaben, lehrt das sofort. Speziell die körnigen Trennungsflächen der Schwärmer finden sich auch dort.

Die Spermatozoiden der Dictyota (Williams) reihen sich hier halbwegs an. Sie erzeugen aber ihre Geißeln nicht aus dem Augenfleck heraus, sondern fern von ihm.

Vaucheria. Die Entwickelung völlig farbloser Spermatozoiden mag zunächst an der von mir untersuchten Vaucheria sessilis geschildert werden. In die hornähnliche Anlage der Antheridien wandert reichlich Plasma mit Kernen und Chromatophoren ein, und diese Elemente vermehren sich auch wohl an Ort und Stelle durch Teilung. Es resultiert dann eine schaumige Plasmamasse, in welcher alle Einschlüsse ziemlich gleichmäßig verteilt sind

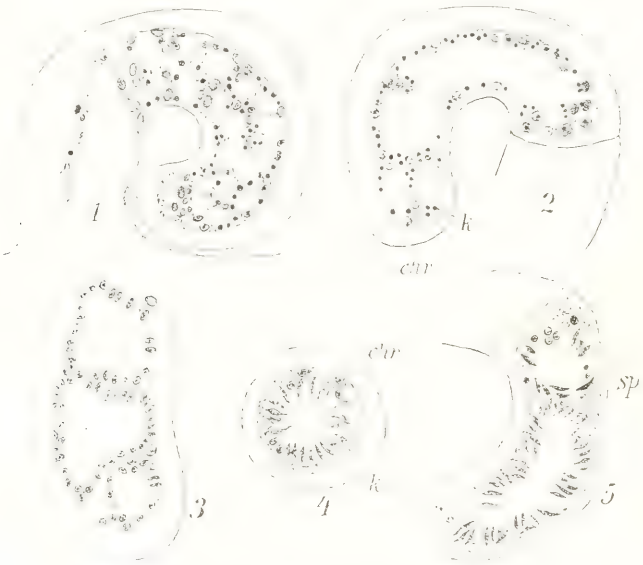


Fig. 474. n. Oltmanns. Antheridienentwickelung bei *Vaucheria sessilis*. *k* Kerne. *chr* Chromatophoren. *sp* Spermatozoiden.

Fig. 474, *1*), ähnlich wie wir das auch auf gewissen Stadien der Schwärmerbildung beobachteten.

Jetzt wird das Horn durch eine Wand abgetrennt und darauf vereinigen sich die zahlreichen kleinen Vakuolen zu wenigen großen, während die Hauptmasse des Plasmas an die Peripherie tritt (Fig. 474, *2*). Die im Wandbelag zunächst annähernd gleichmäßig verteilten Kerne schieben sich später aus dem Plasma heraus, scheinbar in die Vakuolen hinein (Fig. 474, *3*) und nun werden die Spermatozoiden um sie herum ausgebildet. Wie das im einzelnen vor sich geht, habe ich nicht herausgebracht, man sieht nur, daß die Samenkörperchen in annähernd radiärer Lage mit dem Mundende gegen die Zellmitte liegen und beobachtet kurz vor der Reife eine ziemlich scharfe Linie, welche den Spermatozoiden führenden Raum gegen das übrigbleibende Zellplasma abgrenzt (Fig. 474, *4*).

Obwohl man in dem zentralen Raum außer den Spermatozoiden nichts wahrnimmt, darf man wohl annehmen, daß doch noch etwas Plasma zugegen ist, und man geht vielleicht nicht fehl, wenn man die Spermatozoidbildung bei Vaucheria sessilis mit der Schwärmerbildung bei Cladophora u. a.

vergleicht. In beiden Fällen wird für die Bildung von Mundstück und Geißeln ein freier Raum geschaffen, derselbe liegt bei Cladophora, wo die Plasmaballen sich von der Wand zurückziehen, peripher, bei Vaucheria liegt er zentral.

Augenfällig ist hier die Abschiebung sämtlicher Chromatophoren in das Periplasma, das hier zudem sehr reichlich ausfällt. Auf diesem Wege wird die Farblosigkeit der Spermatozoiden leicht herbeigeführt, und außerdem erhalten so die Kerne nur wenig Protoplasma zugeteilt.

Ob die Spermatozoidentwickelung bei allen Vaucherien genau so verläuft, wie es eben für Vaucheria sessilis geschildert wurde, möchte ich wohl bezweifeln. Sind diese Dinge auch nicht an anderen Arten genauer untersucht, so geht doch aus den Angaben von Solms und Walz über V. dichotoma hervor, daß bei dieser die Spermatozoiden gerade in einem peripher gelegenen farblosen Mantel gebildet werden, während die Chlorophyllkörper nach innen rücken und auch hier an der Sache ganz unbeteiligt sind.

Bei Vaucheria Thureti, de Baryana, piloboloides enthalten die reifen Antheridien überhaupt kein Chlorophyll: nach Woronin's sehr sauberen Zeichnungen ist es aber wenigstens bei V. de Baryana in den Jugendstadien vorhanden, und die Vermutung liegt nahe, daß es vor Ausbildung der Trennungswand in den Faden zurückwandere. Leider sind diese Vorgänge nicht genügend untersucht.

In allen diesen Fällen läuft die Entwickelung aber doch auf das Gleiche: die Beseitigung der Chromatophoren, hinaus.

Das gilt nun auch für andere Algen. Mögen auch bei Coleochaete scutata die Spermatozoiden einen Chlorophyllkörper führen, so fehlen solche doch bei allen anderen Arten, und wie wir schon in **1**, 245 schilderten, kommen in die Zellchen, aus welchen die Spermatozoiden hervorgehen sollen, Chromatophoren erst garnicht hinein.

Nicht wesentlich anders wie die Spermatozoiden der Coleochaeten ver- *Florideen.*
halten sich die Spermatien zahlreicher Florideen. Sie entstehen ja meist auch durch Sprossung oder Abschnürung von kugeligen Zellchen und führen in der Regel nur farbloses Plasma. Zwar sind bei Batrachospermen noch Spuren von Chromatophoren gefunden, aber bei den weitaus meisten Formen dürften sie fehlen, und zwar aus demselben Grunde wie bei Coleochaete.

Ein Unterschied von Coleochaete aber dürfte darin gegeben sein, daß die Spermatien zwei Kerne führen. Schon Schmidle und Davis sahen davon einiges bei Batrachospermum, neuerdings macht Wolfe darüber für Nemalion positive Angaben. Dieselben werden richtig sein. Da aber bislang nur sehr wenige Florideen geprüft sind, muß man ein definitives Urteil wohl noch aussetzen.

Irgendwelche Periplasmareste sind in den Antheridien der Florideen in der Regel nicht nachzuweisen, und wenn die Spermatien wirklich in der Weise austreten, wie Guignard und Falkenberg angeben, d. h. wenn sie ständig von einer Lamelle der Mutterzellwand umschlossen bleiben, ist die Existenz von Periplasma ja überhaupt unmöglich.

Die seltsamen Anhängsel freilich, welche wir oben **1**, 673 für die Spermatien mancher Corallinaceen beschrieben haben, könnten ev. als Periplasma aufgefaßt werden, sie werden aus dem spermabildenden Plasma ausgesondert. Allein vorläufig stehen diese Dinge selbst unter den Florideen noch recht isoliert da, deshalb ist ein vollkommenes Urteil noch nicht zu gewinnen. Das ist auch der Grund, weshalb ich die Frage an dieser Stelle nur ganz kurz berühre.

Chara. Die Spermatozoiden der Characeen entstehen, wie lange bekannt, einzeln in den Gliederzellen der spermatogenen Fäden. In diesen rückt der Kern (*k*) nahe an die eine Längswand (Fig. 475, *1*), und bald zieht sich das Plasma ein wenig von der Wand zurück. Belajeff fand diese Kontraktion auch in den lebenden Zellen, durch sie wird um die trommelförmige Plasmamasse jeder Gliederzelle eine Rille geschaffen, welche später zur Aufnahme der Geißeln dient. Die Kerne liegen nicht immer, aber doch häufig an der gleichen Seite des Fadens, speziell dort, wo derselbe gekrümmt ist, rücken sie an die konvexe Seite (Fig. 475, *3*).

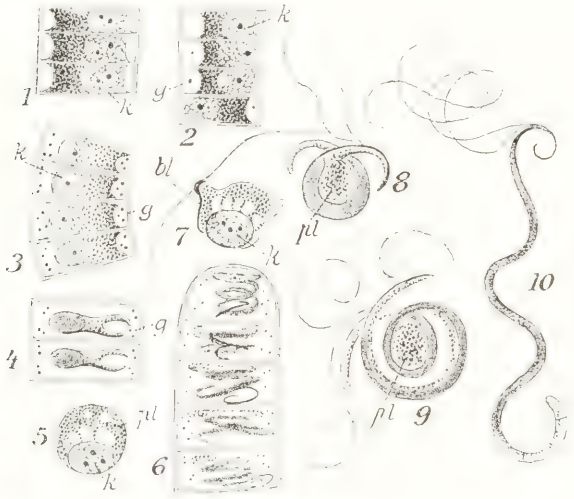


Fig. 475. Spermatozoidentwickelung der Charen n. Belajeff. *1—4* u. *6* Stücke spermatogener Fäden von der Seite. *5*, *7—9* spermatogene Zellen im Querschnitt (Wand fehlt). *10* Reifes Spermatozoid. *k* Kern. *pl* Plasma. *bl* Blepharoplast. *g* Geißeln.

Nun macht sich in unmittelbarer Nähe des Kernes der Blepharoplast in Gestalt einer intensiv färbbaren Warze bemerkbar, aus ihm entspringen die Geißeln (*g*) und wachsen in der vorgenannten Rinne in mehreren Windungen um das Plasma der Mutterzelle herum (in Fig. 475, *1—6* deuten die dunklen Punkte (*g*) den Durchnitt der Cilien an).

Während die Geißeln angelegt werden, zeigt die Plasmamasse der einzelnen spermatogenen Zelle zunächst noch einen kreisförmigen Querschnitt (Fig. 475, *5*), bald aber beobachtet man an ihr zwei Fortsätze (Fig. 475, *7*), die in verschiedenen Ebenen liegen. Der eine entsteht nämlich am oberen, der andere am unteren Ende des Zelleibes. Durch Auswachsen in entgegengesetzter Richtung werden jene Vorsprünge zum Vorder- resp. Hinterende des Spermatozoids. Wie Fig. 475, *7* zeigt, sitzen die Geißeln ursprünglich terminal am Blepharoplasten (*bl*) resp. an der Anlage des Mundstückes, später aber werden sie unter erheblicher Streckung des Cilienträgers auf die Seite desselben verschoben.

Der ursprünglich mit dem üblichen Gerüst versehene Kern erscheint späterhin völlig homogen, er streckt sich bald zu einem Bande (Fig. 475, *8*) und wächst nun gleichmäßig mit dem Vorder- und Hinterende zu dem bekannten, spiralig gewundenen Körper aus. Das Plasma der Zelle, anfänglich noch zwischen den Spiralen sichtbar (Fig. 475, *8*), legt sich in seiner Hauptmasse dem Kern auf der Innenseite der Windungen an (Fig. 475, *9*), überzieht denselben aber auch in ganz dünner Schicht auf der Außenseite. Bei vollständiger Reife der Spermatozoiden treten freilich diese speziell den Kern umkleidenden Plasmamassen nicht mehr so scharf hervor, während natürlich das pasmatische Vorder- und Hinterende stets klar sichtbar sind. So die Angaben Belajeff's. Mottier läßt den Blepharoplasten nicht als Warze entstehen, welche später gestreckt würde, sondern gibt an, daß dieses Organ simultan rings herum an der Peripherie der Zelle herausmodelliert werde und dann die Cilien von Anfang an seitlich entspringen lasse.

Aufbau und Entwickelung der Spermatozoiden bei den Characeen stimmt in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen gleichnamiger Organe von Moosen und Farnen, ja von Cycadeen, überein. Die Herausmodellierung von Mund- und Hinterende, die Streckung des Kernes kehrt nicht bloß wieder, sondern überall taucht auch der Blepharoplast in gleicher Funktion auf. Das geht aus den Arbeiten von Ikeno, Webber, Belajeff, Strasburger, Shaw und von anderen hinreichend hervor und darüber herrscht auch Übereinstimmung, nur bezüglich der Herkunft des Blepharoplasten ist man nicht einig. Die meisten Autoren, Belajeff an der Spitze, glauben, der Blepharoplast sei ein spezifisch entwickeltes resp. umgebildetes Centrosoma, Strasburger dagegen und ebenso Mottier halten den Blepharoplasten für ein Organ sui generis, das von den Centrosomen ganz unabhängig sei. Diese Auffassung steht im engsten Zusammenhang mit einer anderen, wonach die Blepharoplasten der Characeen und Archegoniaten sich phylogenetisch herleiten von dem geißelbildenden Kinoplasma der Algenschwärmer, das wir besonders für Cladophora, Oedogonium usw. auf S. 25 beschrieben haben. Strasburger bezeichnet jenes Kinoplasma auch direkt als Blepharoplasten. Ich habe ihm hierin nicht ganz zu folgen vermocht. Die Frage, ob Blepharoplast und Centrosoma oder das erstgenannte Organ und Kinoplasma der Algen zu identifizieren seien, scheint mir noch nicht endgültig gelöst zu sein, wenn ich auch anerkennen muß, daß eine weitgehende Ähnlichkeit zwischen den cilienbildenden Organen der verschiedenen Gruppen vorhanden ist.

Literatur.

Man vgl. die Literatur in den Spezialkapiteln des Bd. 1.

Behrens, J., Beiträge zur Kenntnis der Befruchtungsvorgänge bei Fucus vesiculosus. Ber. d. d. bot. Ges. 1886. **4.** p. 12.

Belajeff, W., Über Bau und Entwickelung der Spermatozoiden der Pflanzen. Flora 1894. Suppl. p. 1. Hier Literatur.

—— Über die Cilienbildner in spermatogenen Zellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 140. Hier Literatur.

—— Über Centrosomen in den spermatogenen Zellen. Das. 1899. **17.** p. 199.

Goebel, K., Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handb. d. Botanik. **3**1. 1884.

Guignard, L., Développement et constitution des anthérozoides. Algues. Revue gén. de bot. 1889. **1.** p. 136.

Ikeno, S., Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese. — Marchantia polymorpha. Beih. z. Botan. Zentralblatt. 1903. **15.** p. 65.

Mottier, D. M., The development of the spermatozoid in Chara. Annals of bot. 1904. **18.** p. 246.

—— Fecundation in Plants. Washington 1904. (Reichl. Literatur.

Schmitz, Fr., Chromatophoren der Algen.

—— Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne. Sitzungsber d. niederrh. Ges. usw. 1880. **13.**

Shaw, W. R., Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 177.

Strasburger, E., Histologische Beiträge. **6.** Centrosomen und Cilienbildner. (Hier weitere Literatur.

Webber, H. J., Development of the Antherozoids of Zamia. Bot. Gaz. 1897. **24.** p. 16 und **24.** p. 223.

—— Spermatogenesis and Fecundation in Zamia. Bureau of Plant Industry. U. S. Dep Agricult. Bull. 1901. Nr. 2.

Williams, J. Ll., Studies in the Dictyotaceae. I. Cytology of the Tetrasporangium etc. Annals of bot. 1904. **18.** p. 145.

—— Studies in the Dictyotaceae. II. The cytology of the gametophyte generation Das. 1904. **18.** p. 183.

Wolfe, J. J., Cytological studies in Nemalion. Das. 1904. **18.** p. 607

Zacharias, E., Über Spermatozoiden. Botan. Ztg. 1881.

3. Die Entwickelung des Eies.

Wie Spermatozoid- und Schwärmerbildungen mancherlei Anklänge an einander erkennen lassen, so erinnert auch die Eibildung in manchen Algengruppen noch mehrfach an die Entwickelung von Zoosporen und Samenfäden. Das ist ja auch verständlich, da alle diese Organe auf eine gemeinsame Basis zurückgehen dürften.

haeroplea. Hätten die Eier von Sphaeroplea Cilien, so würden sie den weiblichen Gameten von Bryopsis oder Codium fast gleichen, aber auch so ist die Ähn-

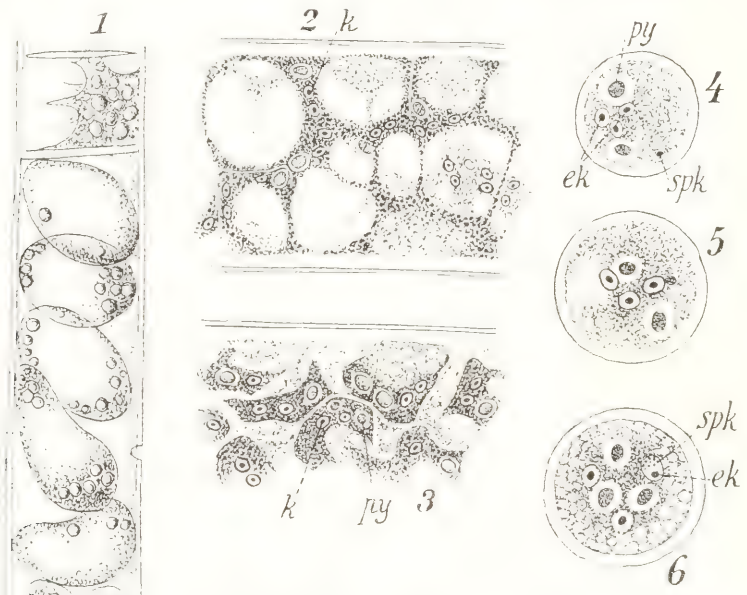


Fig. 476. *Sphaeroplea annulina* nach Cohn u. Klebahn. *1* Zelle mit jungen Eiern. *2*, *3* Zellstücke, welche die Zerschneidung des Protoplasten zeigen. *4—6* Eier in verschiedenen Stadien der Kernverschmelzung. *k* Kern. *ek* Eikern. *spk* Spermakern. *py* Pyrenoide.

lichkeit noch groß genug, nicht bloß im Aussehen, sondern auch in der Entwickelung.

Die Eibildung beginnt nach Cohn und Klebahn damit, daß die bekannten grünen Ringe verschwinden, während sich das Plasma zu einer grobschaumigen Masse gestaltet. Zarte Plasmalamellen und Stränge wechseln mit dichteren Massen und in diesen liegen Kerne und Chromatophoren scheinbar unregelmäßig durcheinander — also ganz ähnlich, wie wir das oben bei Bryopsis, Codium usw. beschrieben haben. Nun durchsetzen (vgl. Hydrodictyon u. a.) zarte Spalten die schaumige Masse (Fig. 476, *2*, *3*), es entstehen erst unregelmäßige Ballen, welche sich aber später unter Kontraktion abrunden und dann das Ei darstellen (Fig. 476, *1*).

Gelegentlich bleiben erhebliche Plasmareste übrig, es resultieren auch bisweilen kleine Ballen ohne Kern (»kernlose Eier«, ob aber unter allen Umständen Periplasma übrig bleibt, ist unsicher.

Die einzelnen Eier lassen ein helles Vorderende (Empfängnisfleck) und ein chromatophorführendes Hinterende erkennen. Bei Sph. annulina var. crassisepta geht nach KLEBAHN außer den Chromatophoren, die, soweit ich sehe, ihre Pyrenoide stets beibehalten, ein Kern in jedes Ei ein, bei der Var. Braunii aber weist jedes Ei mehrere Kerne auf, und diese bleiben, das ist sicher, bis zur Befruchtung getrennt. Schon KLEBAHN gibt an, daß die Zahl der Kerne in den Eiern von Sph. Braunii schwanke, daß sogar Rieseneier vorkommen, und GOLENKIN behauptet weiter, daß auch bei dieser Form neben mehrkernigen einkernige Eier auftreten.

Die erste Anlage der Oogonien von Coleochaete weicht nicht wesent- *Coleochaete.*

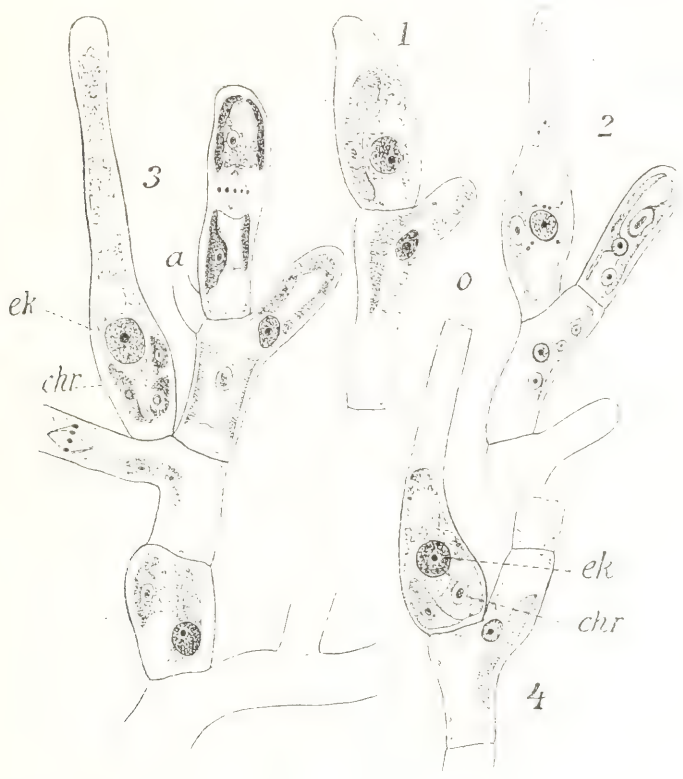


Fig. 477. *Coleochaete pulvinata* n. OLTMANNS. Oogonien in verschiedenen Entwickelungsstadien. *a* Antheridium (leer). *o* Öffnung des Oogoniums. *ek* Eikern. *chr* Chromatophor.

lich von derjenigen der Zoosporen ab (Fig. 477, *1*), das Chromatophor liegt seitlich der Membran an, später aber streckt sich die Zelle an ihrem Oberende zu einem langen, farblosen Hals, während der Kern in die Mitte und das Chromatophor an das untere Ende des flaschenförmigen Gebildes rückt (Fig. 477, *2*). Jetzt sieht man auch eine Schleimkappe an der Spitze des Halses (Fig. 477, *3*), und bald darauf hat man Bilder vor sich wie Figur 477, *4*, das heißt, der Hals wurde durch weiteres Aufquellen des Schleimes geöffnet und vielleicht ging auch etwas von dem im Halse befindlichen

Plasma mit in das umgebende Wasser. Völlig klare Beobachtungen liegen hier nicht vor. So gut wie sicher aber ist, daß sich der Kern während dieser Zeit nicht verändert, daß also hier nichts vorhanden ist, was mit der Ausscheidung einer kompleten Zelle im entferntesten könnte verglichen werden.

Florideen. Der weibliche Apparat der Florideen erinnert in mehr als einer Beziehung an die ungeöffneten Oogonien von Coleochaete. Eine nennenswerte Abweichung ist aber doch vorhanden. Nach Wolfe's neuesten Angaben enthält zwar die junge Karpogonanlage nur einen Kern. Dieser aber teilt sich einmal, und jetzt begibt sich einer der Tochterkerne in die Trichogyne, der andere bleibt im unteren breiten Teil zurück. Der Trichogynenkern zerfällt später. Wir wissen lange, daß auch das Plasma der Trichogyne nicht mit in das befruchtete Ei eingeht. So würde also bei den Florideen tatsächlich eine ganze Zelle bei dem Befruchtungsakt ausgeschaltet.

Leider ist bislang nur Nemalion von Wolfe untersucht. Mit seinen Befunden harmonieren die Angaben von Osterhout, Schmidle, Davis 1, 681 nur teilweise, deshalb muß wohl erneut Prüfung eintreten.

dogonium. In etwas anderem Sinne als bei Sphaeroplea haben auch bei den Oedogoniaceen Eibildung und Schwärmerentwickelung Ähnlichkeiten mit einander. Klebahn studierte die Reifung des Eis von Oed. Boscii. Nach ihm rückt der Kern etwas an die Seite und gegen das obere Ende des zukünftigen Oogons (Fig. 478, *1*). Vor ihm sammelt sich etwas farbloses Plasma, und vor diesem wiederum wölbt sich eine kleine Partie der Membran papillenartig vor. Zwischen der Papille, welche bald an ihrem Scheitel einreißt, und dem Kern entsteht eine weiche Zelluloselamelle (Fig. 478, *2 l*). Jetzt zieht sich das Ei unter Kontraktion und Abrundung von der Membran zurück. Die Papille verschleimt unter Rückbiegung ihrer Ränder, ihr folgt die weiter nach innen liegende Lamelle (Fig. 478, *3*), und damit ist dann das Oogon geöffnet. Der Kern war schon vorher in die Mitte des Eies gewandert, ganz wie bei der Zoosporenbildung. Die vorhin erwähnte helle Stelle bleibt als Empfängnisfleck bestehen.

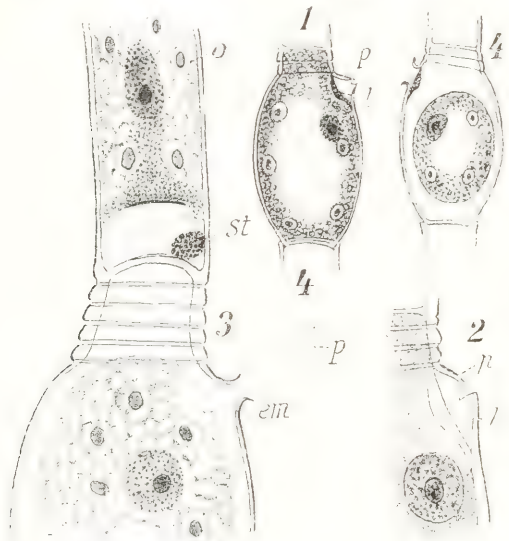


Fig. 478. *Oedogonium Boscii* n. Klebahn; verschiedene Stufen der Eibildung. *o* Oogoniumanlage. *st* Stützzelle. *em* Empfängnisfleck. *p* Papille. *l* Lamelle aus Zellstoff.

Viele Oedogonien und Bulbochaeten verhalten sich, wie wir schon 1, 218 erwähnten, bezüglich des Öffnungsmechanismus ein wenig anders, und wenn ich denjenigen des Oedogonium Boscii hier nochmals ausführlicher erwähnte, so geschah es, um zu zeigen, daß die alte Vermutung unrichtig sei, wonach bei der Oogonienöffnung unserer Algen Plasma ausgeschieden werde. Das ist hier sicher nicht der Fall, und wenn eine solche bei Oed. diplandrum, wie Juranyi angibt, wirklich stattfinden sollte

(was noch nicht sicher ist), so würde auch hier von einer Abgabe von Kernsubstanz nicht die Rede sein können.

Bei den Oedogonien setzt aber noch eine andere Erscheinung ein, die nicht ohne Interesse ist, das ist die Bildung der sogenannten Stützzellen. Wir schilderten schon (**1**, 218), daß die Oogoniummutterzelle noch eine Querteilung erfährt. Die obere Zelle bildet das Ei, die untere ist die Stützzelle. Häufig gleicht sie einer gewöhnlichen vegetativen Zelle, ja sie kann auch in gewissen Fällen zu einem Oogonium werden, häufig aber (Fig. 478, *3 st*) erscheint sie inhaltsarm und fast farblos. In diesen Fällen ist schon die Zellteilung eine ungleiche, die Kerne weisen schon unmittelbar nach vollzogener Mitose Größendifferenzen auf. Wir kommen auf diesen Vorgang zurück.

Über die Eientwickelung der Eudorina und des Volvox ist äußerst wenig bekannt, man weiß nicht einmal, wie die Öffnung der Oogonien statthat und konstatiert nur, daß bei der Reife des Eies eine schwache Kontraktion desselben bemerkbar ist. *Volvox.*

Um so eingehender ist aber die Entwickelung der Oogonien von Fucaceen durch mich, Farmer und Strasburger studiert worden. *Fucaceen.*

Wir schilderten auf **1**, 518, wie das junge Oogonium durch eine Querwand von seiner Stielzelle getrennt wird. Bei der Mitose, welche dieser Wandbildung voraufgeht, konnten Farmer sowohl wie Strasburger 30—32 Chromosomen zählen, ebenso wie während der Teilung aller vegetativen Zellen.

Der Kern, welcher auf diesem Wege in das junge Oogonium gelangt, teilt sich nun bei allen untersuchten Gattungen weiter: zunächst entstehen durch rasch auf einander folgende Teilungen vier Kerne (Fig. 470, *1*), dann tritt, während sich diese im Zentrum der Anlage sammeln, eine gewisse Ruhepause ein, und nun folgt noch eine einmalige Teilung jedes einzelnen Kernes, so daß nunmehr, und zwar bei allen Gattungen der Fucaceen, acht Kerne im Oogon verteilt liegen, das sich seinerseits inzwischen mit reichlichem Plasma gefüllt hat.

Von dem Moment an, wo das Oogon von der Stielzelle abgegliedert ist, erfolgen die Teilungen der Kerne anders, Strasburger sowohl als auch Farmer zählten in den karyokinetischen Figuren jetzt nur noch 14—16 Chromosomen, und damit ist erwiesen, daß eine Reduktion dieser Körper auch bei den Fucaceen sich abspiele.

Das Verhalten der acht Kerne in den Fucaceen-Oogonien ist nun in den verschiedenen Gattungen verschieden.

Bei Fucus wird das Plasma gleichmäßig und restlos um die acht Kerne in acht Portionen geteilt, welche nun die Eier darstellen. Bei Ascophyllum dagegen konnte ich zeigen, daß das Plasma nur in vier Teile zerlegt wird. Jede so entstehende Eizelle erhält einen Kern, die vier überzähligen Kerne werden als überschüssig ausgeschaltet, indem sie meistens (Fig. 479, *4*, *5*) nach der Mitte des Oogoniums hin zusammengeschoben werden.

Pelvetia entwickelt (Fig. 479, *3*) nur zwei Eizellen mit je einem Kern, hier werden deren sechs ausgeschaltet und kommen in den Äquator des Oogoniums zu liegen (Fig. 479, *2*, *3*), wo sie schon Thuret fand, ohne freilich ihre Bedeutung zu erkennen.

Bei der großen Mehrzahl der Fucaceen (z. B. bei Himanthalia, Cystosira usw.) tritt von den acht Kernen einer in die Mitte des Oogons, ihn umgibt fast das gesamte Plasma als ein einziges, oft riesiges Ei, die übrigen sieben Kerne werden ausgeschaltet, wandern an die Oogoniumwand (Fig. 479, *6*), und man kann mit Leichtigkeit schon

wie dieselben dort hängen bleiben, wenn das Ei selber ausschlüpft (Fig. 479, 7).

Daß unter den gegebenen Entwickelungsverhältnissen auch einmal zwei- oder gar mehrkernige Eier, ähnlich wie bei Sphaeroplea, in den verschiedenen Gattungen abnormerweise vorkommen, kann kaum wundernehmen. Wie sie sich bei der Befruchtung verhalten, ist nicht ganz klar.

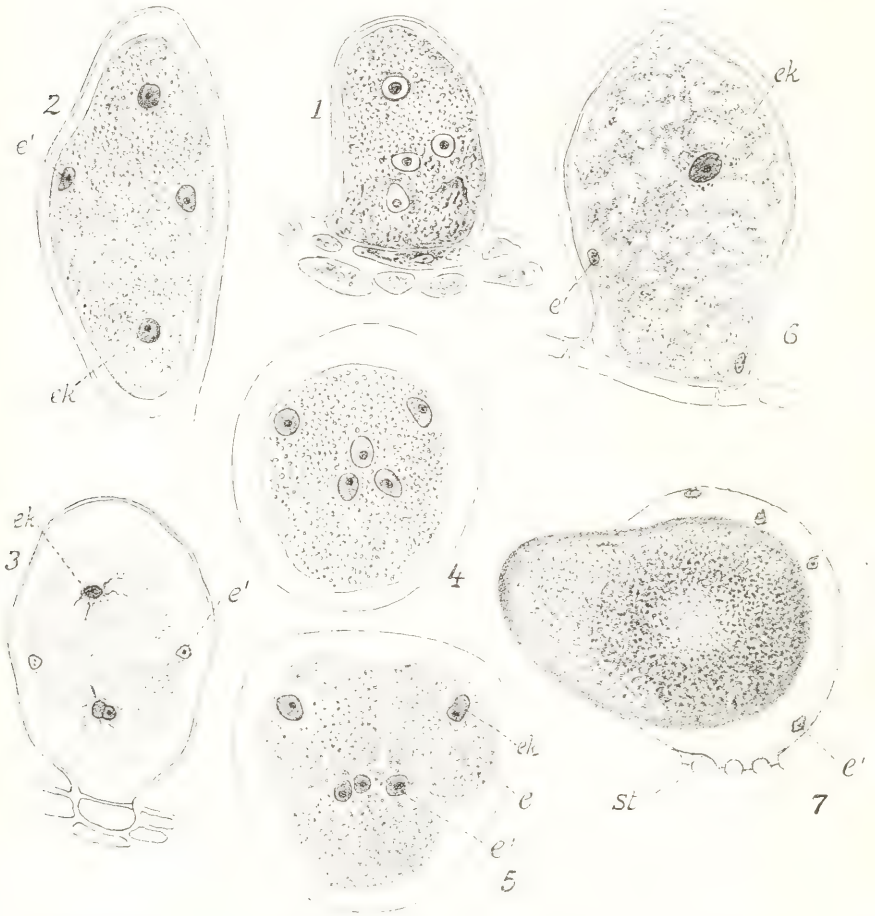


Fig. 479. Eibildung bei *Fucaceen* n. Oltmanns. *1—3 Pelvetia. 4, 5 Ascophyllum. 6, 7 Himanthalia. e* Ei. *e'* reduzierte Eier. *ek* Eikern. *st* Stiel.

Schon in **1**, 520 wurde berichtet, daß die Eier von Ascophyllum, Pelvetia und auch wohl von Fucus durch zarte, aber doch feste Wände von einander getrennt sind. Man wird kaum umhin können, sie mit den körnigen Trennungsflächen zu vergleichen, welche für die Antheridien der nämlichen Gattungen beschrieben sind. Ganz identisch sind diese beiden Bildungen aber kaum, da sie ja in einem Falle aus zelluloseähnlicher Masse, im anderen wahrscheinlich aus plasmatischer Substanz zusammengesetzt sind. Immerhin kann man wohl in beiden, wie schon früher erwähnt, Anklänge an die plurilokulären Sporangien sehen.

Die ausgeschiedenen Kerne dürften auch von Spuren Plasmas begleitet

resp. eingeschlossen sein. Es handelt sich also um Zellchen, und diese stellen nach meiner Auffassung, der bislang alle Autoren, welche die Dinge prüften, zugestimmt haben, reduzierte Eier dar; sie zeigen besonders deutlich den Weg, welchen die Entwickelung der Oogonien in verschiedenen Gattungen genommen, indem sie allmählich von vieleiigen zu eineiigen Formen emporstiegen. Das ist ein Prozeß, der sich zweifellos auch in anderen Algengruppen vollzogen hat, aber in keinem Falle vermag man seine Spuren so deutlich zu verfolgen wie hier.

Die Oogonien der Vaucherien entwickeln sich zwar begreiflicherweise ganz anders als diejenigen der Fucaceen, aber doch haben beide eins miteinander gemein: Die Absonderung von Kernen. Die ersten Anlagen jener Organe haben bei Vauch. sessilis, wie wir schon in Bd. I schilderten, Halbkugel- bis Kugelform, in ihnen sammelt sich vakuoliges Plasma, in welchem, wie in den jungen Antheridien, Kerne und Chromatophoren überall annähernd gleichmäßig verteilt liegen (Fig. 480, *1*). Später rücken die Kerne *Vaucheria.*

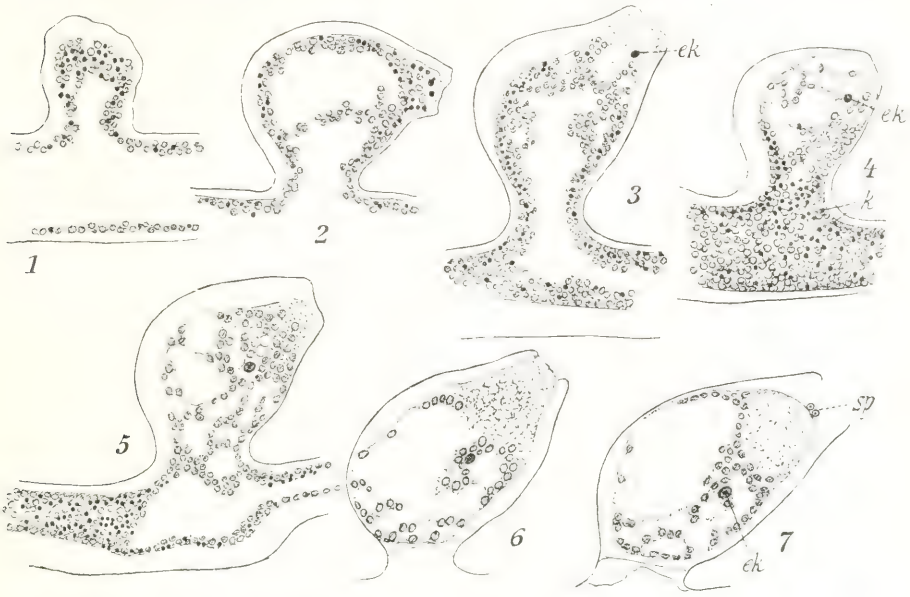


Fig. 480. Oogonentwickelung bei *Vaucheria sessilis* n. Oltmanns. *ek* Eikern. *k* vegetative Kerne. *sp* Spermatozoiden.

mehr nach auswärts, treten sogar zum Teil fast bis an die Hyaloplasmaschicht vor (Fig. 480, *2*), während die zentrale Vakuole sich vergrößert. Das könnte an gewisse Stadien der Zoosporenbildung erinnern, doch wird man wohl mit gar zu weit gehenden Vergleichen vorsichtig sein müssen.

Schon ehe die letzterwähnten Umlagerungen erfolgten, sind die Anlagen des Oogoniumschnabels sichtbar geworden (Fig. 480, *2*). In ihm liegen Chromatophoren und Kerne zunächst noch unregelmäßig durcheinander, darin tritt aber bald eine Änderung ein; der Schnabel wird farblos, weil alle Chromatophoren aus ihm zurücktreten, doch nicht bloß diese, auch die Kerne verschwinden aus jener Stelle. Nur einer bleibt übrig, er zeichnet sich durch etwas erheblichere Größe aus und stellt den zukünftigen Eikern dar (*ek* Fig. 480, *3*).

Die Wanderungen von Chromatophoren und Kernen finden damit aber

nicht ihr Ende, vielmehr rücken alle Kerne bis auf den Eikern immer mehr gegen die Basis des Oogoniums vor und spazieren (Fig. 480, *3*, *4*) schließlich aus dem letzteren heraus in den Tragfaden, wo man sie dann nach Beendigung des Prozesses in großen Massen vorfindet (Fig. 480, *5*). Die Kerne wandern aber nicht allein, sie werden von Chlorophyllkörnern in mäßiger Zahl und auch von Plasma begleitet. Das Wanderplasma mit seinen Einschlüssen kann man schon bei Vauch. sessilis deutlich erkennen, in erheblicher Menge aber häuft es sich bei Vauch. aversa auf der Rückseite des Oogons an (Fig. 481, *1*, *2*) und schlüpft unter den Augen des Beobachters aus dem Oogonium heraus (Fig. 480, *3*).

Ist dieses von allen überflüssigen Kernen und sonstigen Substanzen gesäubert, so wird dasselbe durch eine Querwand vom Tragfaden getrennt (Fig. 481, *4*), wie sich aus den Erörterungen in **1**, 325 ergibt. An jener Stelle wurde auch schon erwähnt, daß die farblose Plasmamasse am Schnabel sich erheblich vergrößert, während das Öl und die Chromatophoren mehr gegen das hintere Ende des Oogons zurückgezogen werden (Fig. 480, *6*, 481, *4*). Der Kern liegt jetzt zwischen Chromatophoren etwa im Zentrum des ganzen Organs.

Nunmehr beginnt die Öffnung. Die Membran des Schnabels verquillt auf dessen Scheitel, und aus dem entstehenden Loch tritt ein Tropfen farblosen Plasmas heraus, die Hauptmasse desselben bleibt aber im Oogon zurück und stellt den Empfängnisfleck des Eies dar. Daß mit dem erwähnten Plasma Kernsubstanz nicht ausgeschieden werden kann, liegt auf der Hand.

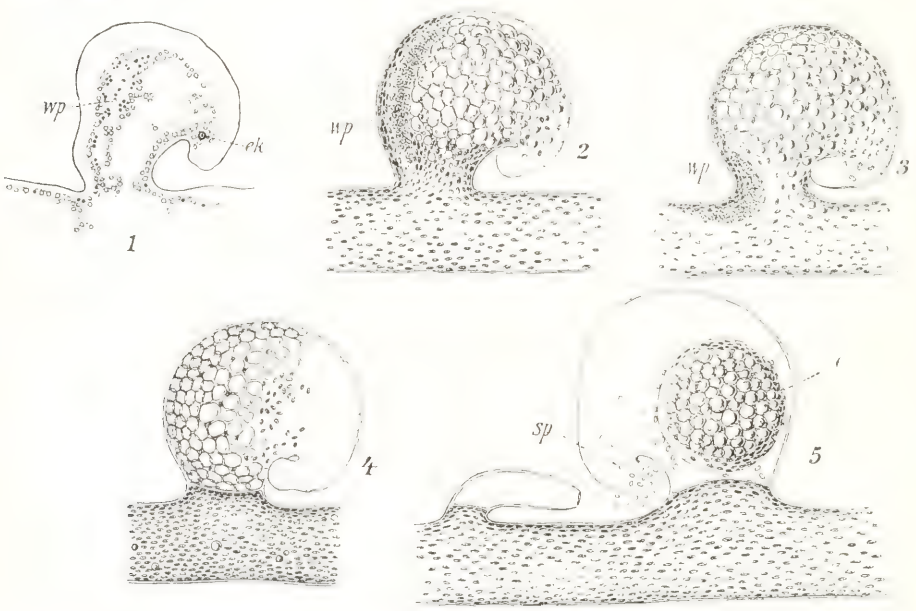


Fig. 481. Oogonentwickelung bei *Vaucheria aversa* n. Oltmanns. *ek* Eikern. *e* Ei. *sp* Spermatozoiden. *wp* Wanderplasma.

Das Gesagte gilt für Vauch. sessilis. Daß sich Vauch. aversa bezüglich des Wanderplasmas usw. ähnlich verhält, wurde schon erwähnt. Auffallend ist an dieser Spezies die Ansammlung des Öls und der Chromatophoren in der Rückseite des Oogons (Fig. 481, *4*). Dort drängt sich

alles derart zusammen, daß die Ölkügelchen sich oft gegeneinander abplatten. Da auch die Hauptmenge des Plasmas aus dem Vorderende zurückweicht, erscheint dieses glashell. Solche Stadien stehen unmittelbar vor der Öffnung; der Schnabel verquillt, wenn der Prozeß beginnen soll, sehr rasch an seiner Spitze, und gleichzeitig fast schrumpft das Plasma zu einer Kugel zusammen (Fig. 481, 5), welche ganz lose im Oogon liegt. An dem so formierten Ei ist die der Öffnung zugekehrte Seite etwas heller, sie stellt einen schwach entwickelten Empfängnisfleck dar.

Ob bei der Öffnung des Oogoniums von Vauch. aversa Plasma in nennenswerten Mengen abgegeben wird, bezweifle ich, dagegen ist klar, daß bei der Formung des Eies sehr viel Vakuolenflüssigkeit ausgestoßen werden muß. Die Erscheinung ist hier eklatanter als an irgendeiner anderen Alge, im übrigen aber ist sie nicht so selten: ich erinnere nur an die Kontraktion der Gameten resp. Zygoten bei Spirogyra usw.

Meinen Befunden an Vaucheria sessilis, aversa usw. stehen neuerdings Angaben von Davis über Vauch. geminata gegenüber. Bei dieser Art sind auch die jungen Oogonien viel-, das Ei einkernig. Die überschüssigen Kerne aber wandern nach Davis nicht aus, sondern gehen im Oogon zu grunde, nachdem dasselbe durch eine Wand abgetrennt war. Schon in 1, 324 habe ich darauf hingewiesen, daß die Gattung Vaucheria offenbar recht vielgestaltig ist. So wäre nicht ausgeschlossen, daß beide Modalitäten der Oogonbildung wirklich existieren. Leider hat Davis keine ausreichenden Beobachtungen an lebendem Material vorgenommen, und vor allem scheint er nicht den leisesten Versuch gemacht zu haben, seine und meine Vaucheria-Arten mit einander zu vergleichen.

Nachdem die Eibildung der Algen an ein paar besser studierten Beispielen klargelegt wurde, soll jetzt der Versuch gemacht werden, einige allgemeinere Gesichtspunkte herauszuheben. *Allgemeines.*

Auf Grund des oben geführten Nachweises, daß die hellen Massen, welche aus den Oogonien mancher Algen im Moment der Eröffnung ausgeschieden werden, überhaupt kein Plasma enthalten oder doch kernfrei sind, darf man sicher behaupten, daß sie mit den Richtungskörpern tierischer Eier (vgl. unten) garnichts zu tun haben. Alle jene Ausscheidungen haben nur eine Bedeutung für den Öffnungsmechanismus der Eibehälter, sie werden zum Teil direkt für diesen gebildet; damit ist aber auch ihre Aufgabe erledigt. Im übrigen scheint es mir nicht notwendig, die verschiedenen Modalitäten der Öffnung von Oogonien hier noch einmal zu behandeln, sie sind recht mannigfaltig, wie in früheren Kapiteln erzählt wurde, weichen aber prinzipiell kaum von dem ab, was an Sporangien usw. zur Beobachtung kommt.

Gibt es nun aber bei keiner Alge Richtungskörper?

Zwecks Erledigung dieser Frage sei an das erinnert, was bei tierischen Eiern allbekannt ist. Der Eikern rückt hier an die Peripherie des Eies, teilt sich mitotisch, und die eine Hälfte tritt, umgeben von etwas Plasma, aus dem Ei heraus, das ist das erste Richtungskörperchen; ihm folgt ein zweites in ganz ähnlicher Weise, während das erste in zwei Hälften zerfällt. Es resultieren also neben der großen Eizelle drei kleine, und soweit ich sehe, werden diese jetzt von allen Zoologen als reduzierte Eier anerkannt.

Solchen Richtungskörpern habe ich früher die ausgeschiedenen Zellchen von Ascophyllum, Pelvetia, Himanthalia usw. an die Seite gestellt, und meine Auffassung hat vielfach Zustimmung gefunden. Allein man wird sich doch auch einige Bedenken vergegenwärtigen müssen. Besonders ist

zu berücksichtigen, daß bei den Fucaceen die Zellchen nicht sukzedan unter Mitose abgegliedert, daß vielmehr die bereits fertigen Kerne resp. Zellen nachträglich beseitigt werden.

Dieser Vorgang erinnert aber weitgehend an Vorgänge bei Crustaceen, Insekten, Wirbeltieren usw. Bei vielen Vertretern dieser Gruppen werden zahlreiche Eizellen angelegt, aber nur wenige entwickeln sich zu funktionsfähigen Eiern, der Rest wird zu anderen Zwecken verwandt. Bei Daphniden z. B. wird, wie ich aus Weismann's Vorlesungen entnehme, von vier angelegten Keimzellen Fig. 482 nur eine zum Ei, die drei übrigen dienen zur Ernährung des letzteren. Bei Insekten und Wirbeltieren entwickeln sich noch viel weniger Keimzellen wirklich zum Ei, die übrigen werden zu Follikelzellen verwandt, welche als Hülle das wachsende Ei umgeben (Fig. 483), wie das z. B. bei den Vogeleiern der Fall ist. Ich brauche kaum zu betonen, daß die normalen Eier der Richtungskörper nicht entbehren.

Heute neige ich nun mehr der Annahme zu, daß die reduzierten Eier von vielen Fucaceen jenen Nähr- resp. Follikelzellen entsprechen, und daß man demnach das Ei von Himanthalia mit dem Ei eines Vogels vergleichen dürfe. In beiden Fällen hat die Eizelle sich auf Kosten ihrer Schwesterzellen ungemein vergrößert.

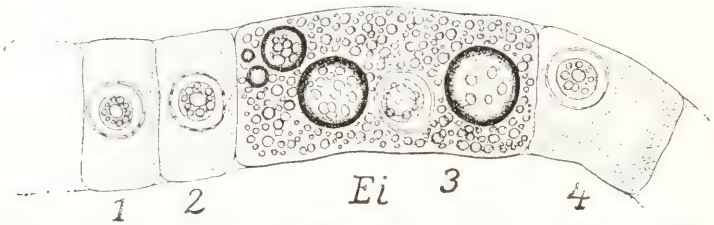


Fig. 482. *Sida crystallina (Daphnide).* Ein Stück des Eierstockes mit einer der Vierzellengruppen, von welchen *1*, *2*, *4* Nährzellen sind, nur *3* zum Ei wird (n. Weismann).

Damit wäre dann freilich gesagt, daß den Fucaceen-Eiern Richtungskörper in dem oben gegebenen Sinne nicht zukommen. Dieser Auffassung zuzustimmen, werden manche Forscher wenig geneigt sein, deshalb mag noch eine Bemerkung hinzugefügt werden. Die Richtungskörper der Tiere sind offenbar wichtige Gebilde, die wahrscheinlich im Leben des Eies eine eminente Rolle spielen; sie fehlen wohl nirgends, und stets sind alle Glieder der gleichen Familie damit versehen. Sind nun die reduzierten Eier der Fucaceen den Richtungskörpern wirklich äquivalent, so wäre es verwunderlich, daß sie bei Fucus fehlen, bei Ascophyllum usw. aber vorhanden sind. Diese Tatsache wird dagegen leicht verständlich, wenn man besagte Zellchen der Fucaceen den Follikelzellen an die Seite setzt; letztere können bald fehlen, bald vorhanden sein, weil sie für den eigentlichen Sexualakt zweifellos ohne Bedeutung sind.

Auf Grund des hierdurch gewonnenen Standpunktes erklären sich auch leicht die Stützzellen der Oedogonien. Klebahn hatte die Frage ventiliert, ob sie den Richtungskörpern gleich zu stellen seien, und diese Frage ist ja auch diskutabel, denn es ist kaum ein Zweifel, daß die Stützzellen als Schwestern der Eizellen diesen morphologisch gleichwertig sind; können sie doch bei einigen Arten direkt zu Eiern werden. Ich würde es aber doch vorziehen, sie den Nährzellen der Daphniden zu homologisieren, und das um so mehr, als auch die äußere Ähnlichkeit, wie ein Vergleich der Bilder lehrt, eine außerordentlich große ist.

Und endlich die Vaucherien. Die Oogonien dieser Gattung gehen

phylogenetisch doch sicher auf Gametangien zurück, welche zahlreiche Gameten produzierten; die Anlage derselben ist auch noch in den massenhaften Kernen gegeben, welche das junge Oogon bevölkern, später aber gewinnt eine Keimanlage die Oberhand, und alle übrigen müssen weichen. Ganz ähnliche Vorgänge spielen sich ja bei Peronosporeen ab, und auch hier könnte man mit Weismann darauf hinweisen, daß die Natur den größeren Teil der Keimzellen opfere, um eine Minderzahl von ihnen um so reicher ausstatten zu können. In dieser Verminderung der Zahl und der Vergrößerung des einzelnen Eies liegt natürlich ein Fortschritt, und man ist ja auch bei den Algen niemals darüber in Zweifel gewesen, daß Formen mit einem Ei im Oogon zu den höchstentwickelten zu zählen seien.

Wie die Befunde von Wolfe an den Florideen zu deuten sind, lasse ich vorläufig dahingestellt.

Verneinen wir damit die Existenz von echten Richtungskörpern bei den drei besprochenen Gruppen, so bringen wir dieselbe in Einklang mit zahlreichen anderen Algen, bei welchen trotz vielfacher Untersuchung von solchen Organen nicht das geringste bislang zu finden war. Ich erinnere an Sphaeroplea, Volvox, Eudorina, Coleochaete, und verweise vor allem darauf, daß auch keine Alge mit beweglichen Gameten, mögen diese gleich oder verschieden gestaltet sein, irgend etwas von Richtungskörperbildung erkennen läßt. Mögen auch periplasmatische Fetzen übrig bleiben, die Kerne gehen restlos in die Bildung der Fortpflanzungsorgane ein. Man vergleiche nur Ulothrix, Protosiphon, Hydrodictyon, Pandorina, Codium, Bryopsis, Cutleria und zahlreiche andere.

Der so gewonnene, für alle Algen einheitliche Standpunkt ist indes gefährdet durch Beobachtungen von Klebahn und Karsten an Conjugaten und an Diatomeen.

Wir haben in **1**, 87 geschildert, wie die Zygoten von Cosmarium und Closterium nach Klebahn zeitweilig einen Kern enthalten; dieser teilt sich aber bei der Keimung sukzedan in der Weise, daß zwei Kernpaare entstehen (Fig. 484), und je ein Paar wird in einen Keimling aufgenommen, deren ja stets zwei aus einer Zygote austreten. Die beiden Glieder eines Kernpaares sind verschieden, man kann einen »Großkern« und einen »Kleinkern« unterscheiden. Ersterer bildet den teilungsfähigen Kern der jungen Pflanze, letzterer geht zu grunde.

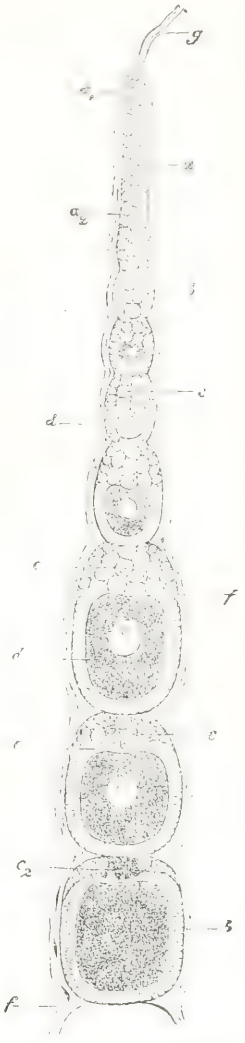


Fig. 483. n. Waldeyer (Hertwig). Eiröhre eines Insekts (*Vanessa urticae*). *a* Bildungszellen, bei a_1 noch zusammenhängend, bei a_2 getrennt, *b* Follikelepithel, *c* Nährzellen, bei c_2 in Desorganisation, *d* Eizellen, *f* fibröse Umhüllung in den Endfaden (*g*) auslaufend.

Den Kleinkern haben nun Zoologen und Botaniker vielfach als ein Richtungskörperchen angesprochen, und deshalb tauchen auch die Klebahn'schen Bilder in nicht wenigen Büchern wieder auf. Die Sache ist ja auch plausibel, und man müßte den Vorgang besonders mit denjenigen bei Tieren beob-

achteten Fällen in Parallele bringen, in welchen die Richtungskörper nachträglich, d. h. nach Eintritt des Spermatozoids in das Ei, gebildet werden. Allein die Vorgänge sind ev. viel einfacherer Natur. Die niedersten Conjugaten, die Mesotaenien usw., bilden vier Keimlinge aus einer Zygote (1, 56) und mir scheint, es stehe nichts im Wege, zu vermuten, daß diese Zahl bei den höher stehenden Desmidiaceen auf zwei reduziert sei. Trotz dieser Reduktion sind die Kernteilungen noch erhalten, und es ist ganz natürlich, daß die überzähligen Kerne beseitigt werden.

Damit scheiden wohl KLEBAHN's Befunde zunächst aus der Diskussion über die Richtungskörperbildung aus.

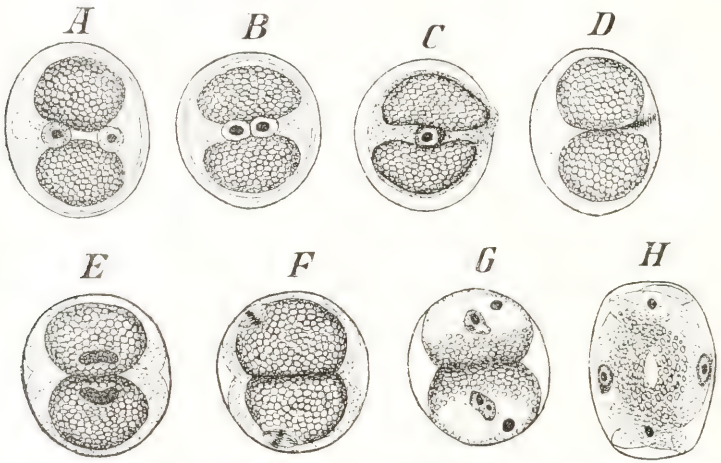


Fig. 484. *Closterium spec.* n. KLEBAHN (ZIMMERMANN). Keimung der Zygoten.

Bei gewissen Diatomeen fand KLEBAHN auch einen Großkern und einen Kleinkern, wenn dieselben sich zur Kopulation anschicken. Ich erinnere unter Hinweis auf die frühere eingehendere Darstellung (1, 124) daran (Fig. 485), daß jede Zelle von Rhopalodia zwei Gameten bildet, und daß in jedem der letzteren sich ein Großkern und ein Kleinkern befindet (Fig. 485, 2—7); die Großkerne kopulieren, die Kleinkerne gehen zu grunde. Es ist nicht zu leugnen, daß in diesem Falle die Ähnlichkeit mit Richtungskörpern weit größer ist als bei den Desmidiaceen.

Leider sind aber jene Kleinkerne nicht überall zu finden, z. B. ist nach KARSTEN bei Surirella saxonica davon nichts wahrzunehmen, und das müßte doch wohl der Fall sein, wenn diese Richtungskörperbildung eine unerläßliche Bedingung für den Sexualakt wäre.

Am nächsten liegt für mich die Annahme, daß die Verhältnisse bei den Diatomeen ähnlich liegen wie bei den Fucaceen, daß also Formen wie Rhopalodia sich von anderen mit zahlreichen Gameten ableiten. Tatsächlich hat nun kürzlich G. KARSTEN in Corethron Valdiviae eine solche Art beschrieben. Letztere steht noch etwas isoliert da, allein man kann schon annehmen, daß durch Reduktion der Gametenzahl Formen wie die erwähnten entstanden sind. Die Kleinkerne würden reduzierte Gameten andeuten, und es hätte sich nun innerhalb der Diatomeen-Gruppe eine weitere Verminderung der Gameten vollzogen.

Cocconeis z. B. und Surirella saxonica liefern nur noch einen Gameten, jedoch besteht zwischen beiden Gattungen insofern ein Unterschied, als jene Cocconeis noch je einen Kleinkern im Gameten erkennen läßt, während das

bei Surirella nicht mehr der Fall ist. Im einzelnen brauche ich diese Vorgänge hier kaum zu berühren, sie sind im Abschnitt über die Diatomeen (1, 122) ausführlicher behandelt.

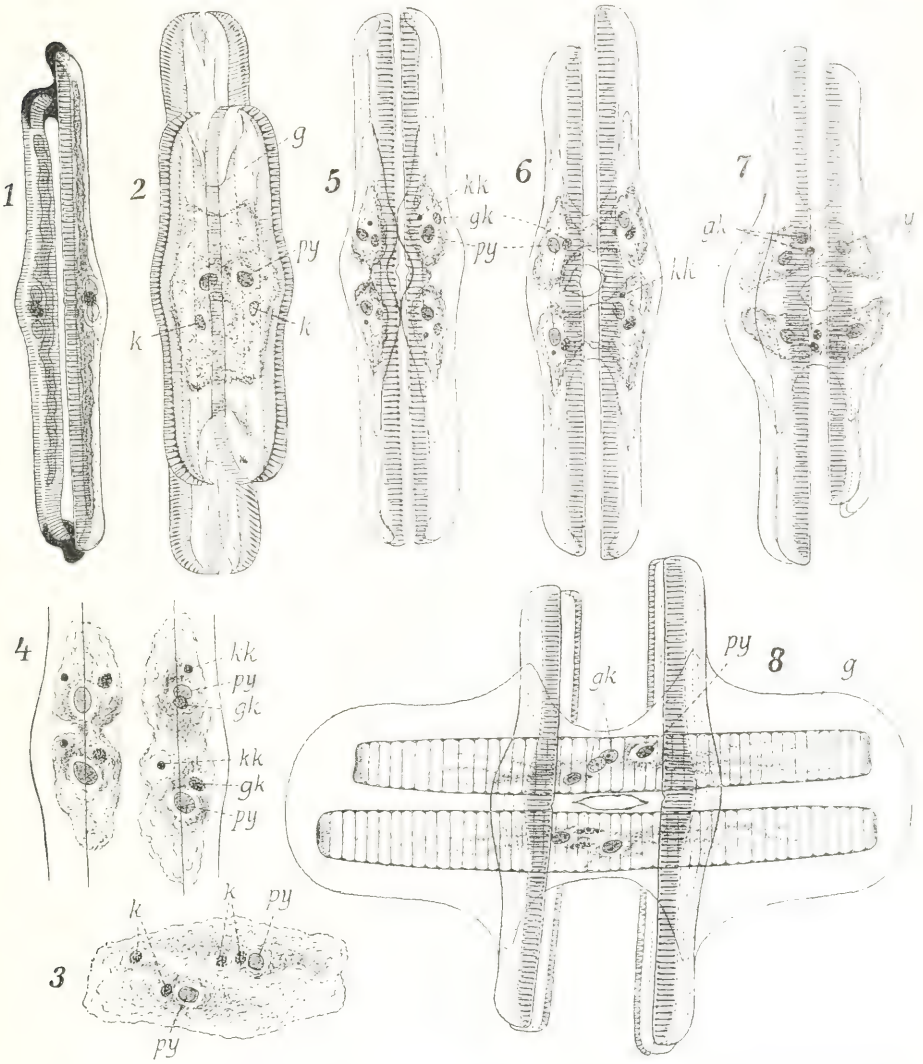


Fig. 485. Kopulation von *Rhopalodia* n. Klebahn. *k* Kern. *kk* Kleinkern. *gk* Großkern. *py* Pyrenoid. *g* Gallerte. Die Zellenpaare sind von der Schalenseite betrachtet, nur in Nr. 2 sieht man auf die Gürtelbandseite der kleineren Zelle. Nr. 3 entspricht der Nr. 2, ist nur wegen Platzmangels um 90° gedreht.

Hinzuweisen wäre hier noch auf die Angaben Chmielevsky's (1, 69), nach welchen ja der Zygotenkern der Spirogyren sich sukzessive in vier Kerne zerlegt, von welchen zwei wieder verschmelzen, aber zwei zugrunde gehen. Hier können die gleichen Fragen wie oben diskutiert werden.

Ich habe die Frage nach den Richtungskörpern der Algen in einem

etwas anderen Sinne behandelt, als das sonst wohl geschehen ist, weil ich den Wunsch hatte, alle die Ausscheidungen aus den Eiern und Oogonien phylogenetisch verstehen zu lernen. Dazu kam der Eindruck, daß man auf der Jagd nach Richtungskörpern etwas zu weit gegangen sei. Die Zellchen der Tiere sind reduzierte Eier, aber deshalb sind noch lange nicht alle reduzierten Ei- oder Keimzellen Richtungskörper, auch dann nicht, wenn die äußere Erscheinung ähnlich ist.

Wie weit meine Auffassungen sich bestätigen, muß die Zukunft lehren, vielleicht tragen diese Erörterungen dazu bei, daß die Dinge etwas kritischer betrachtet werden.

Bezweifle ich nun auch die Anwesenheit von Richtungskörpern im »tierischen Sinne« für die Algen, so muß ich auf der anderen Seite doch scharf betonen, daß damit die Übereinstimmungen nicht im entferntesten weggeleugnet werden sollen, welche zwischen pflanzlichen und tierischen Eiern ganz unverkennbar bestehen; ich frage mich nur, ob die Vorgänge, die wir oben besprochen, jene Übereinstimmung beweisen, oder ob eventuell andere gemeinsame Züge auffindbar sind, die sich besser für die ganze Diskussion verwerten lassen.

Da auch bei den höheren Pflanzen kaum Vorgänge bekannt sind, welche man mit absoluter Sicherheit den echten Richtungskörpern an die Seite stellen könnte, so richtet sich naturgemäß der Blick auf Vorgänge bei resp. vor der Eireife, denen eine allgemeinere Verbreitung und demgemäß eine fundamentale Bedeutung zukommen möchte. Und viel weiter verbreitet als die typischen Richtungskörper resp. als Dinge, welche man ihnen vielleicht bei den Pflanzen gleichsetzen könnte, sind die bekannten periodischen Reduktionen der Chromosomen in den Kernen der Organismen. Bei den Tieren unweigerlich mit der Richtungskörperbildung verknüpft, erscheint ja bei den Pflanzen die Verringerung der Chromosomenzahl nicht immer an einen solchen Prozeß gebunden; im übrigen ist sie, wie man weiß, von den verschiedensten Beobachtern bei Samenpflanzen, Archegoniaten und Thallophyten nachgewiesen worden.

Bildet nun jener Vorgang eins der Bänder, die alle sexuellen Prozesse im Tier- und Pflanzenreich verknüpfen, und ist er von fundamentaler Bedeutung für das Verständnis des Sexualaktes? Die Frage ist bekanntlich von zoologischer Seite vielfach bejaht worden, während andere sich mehr skeptisch verhielten.

Es kann nicht Aufgabe unseres Buches sein, diese Dinge hier eingehend zu diskutieren, wir verweisen nur auf die Darstellungen von Weismann, Strasburger und Häcker, in welchen sich die weitere Literatur findet. Wir können das um so eher tun, als die Tatsachen, welche bislang aus der ganzen Algengruppe bekannt geworden sind, kaum etwas zur definitiven Lösung des Problems beigetragen haben.

Mit Sicherheit festgestellt ist eine Verminderung der Chromosomenzahl bei Fucaceen, wie wir das oben auf Grund der Angaben von Farmer und Strasburger schilderten. Eine solche tritt sowohl bei Fucus selbst als auch bei den anderen Gattungen ein, welche einen Teil ihrer Eier reduzieren. Selbst wenn man also in jenen bekannten Zellchen von Ascophyllum usw. wahre Richtungskörper sieht, muß man doch festhalten, daß die Reduktion sich ganz unabhängig von der Bildung etwaiger Richtungskörper abspielt.

Bei keiner anderen Alge ist meines Wissens eine Reduktion direkt vor der Ei- resp. Gametenreife mit Sicherheit bekannt. Klebahn's und Karsten's Angaben über die Diatomeen ermutigen vielleicht zur erneuten Prüfung in

dieser Richtung, und eine solche ist auch für zahlreiche andere Algen zu empfehlen, bei welchen auf diese Dinge nicht geachtet wurde, weil man unter anderen Gesichtspunkten untersuchte. In manchen Fällen machte auch die Kleinheit der Kerne eine Entscheidung illusorisch.

Sieht man aber von diesen ungenügend geprüften Objekten ab, so liegen auf der anderen Seite auch positive Angaben vor, wonach bei Reifung der Sexualorgane keine Reduktion der fraglichen Gebilde stattfindet. Das gilt in erster Linie bezüglich der Characeen, für welche sowohl Goetz als auch Osterhout positiv behaupten, daß ein solcher Prozeß nicht stattfinde, nach ihnen bleibt die Chromosomenzahl stets konstant. Auch hier wird mancher von erneuter Untersuchung andere Resultate erhoffen: es muß aber betont werden, daß beide Autoren mit modernen Hilfsmitteln arbeiteten und ihr Augenmerk speziell auf diese Frage richteten.

Auffallend ist nun, daß der in Rede stehende Prozeß an einer Stelle auftritt, an der man ihn kaum erwartet hätte. Mottier und Williams geben ihn nämlich an für die Tetrasporen der Dictyotaceen (**1**, 485). Die Reduktion tritt bei der ersten Kernteilung im Tetrasporangium ein. Das überrascht, weil die Tetrasporen ungeschlechtliche Organe sind, und wenn die Angaben, wie kaum zweifelhaft, sich bestätigen, wäre damit gezeigt, daß zum mindesten nicht jede Chromosomenreduktion zur sexuellen Fortpflanzung in direkter Beziehung steht.

Alle vorstehenden Erörterungen setzen voraus, daß der Eikern sich durch karyokinetische Teilung von vegetativen Kernen herleite, nicht aber durch Amitose aus jenen entstanden sei, und doch gibt es vielleicht Fälle, in welchen das nicht zutrifft. Wir erwähnten in **1**, 61, daß Nathansohn durch Atherbehandlung Spirogyrafäden erhielt, in welchen sich alle Kerne mehrere Generationen hindurch durch einfache Zerschnürung teilten. Solche Fäden lieferten auch anscheinend normale Zygoten. Bestätigen sich diese Angaben, was freilich noch abzuwarten ist (**1**, 61), dann würden auch sie vieles zu denken geben.

Die letzterwähnte Tatsache mahnt mehr als alles andere zur erneuten Prüfung unseres Themas nach allen Richtungen hin. Mögen die Tiere und höheren Pflanzen auch vielfach recht gut untersucht sein, die niederen sind es nicht. Aber sie wollen unweigerlich mit herangezogen werden, wenn es sich um definitive Entscheidung in unseren Fragen handelt.

Literatur.

Davis, B. M., Oogenesis in Vaucheria. Bot. Gaz. 1904. **38.** p. 81.

Häcker, V., Über weitere Übereinstimmungen zwischen den Fortpflanzungsvorgängen der Tiere und Pflanzen. Biol. Zentralbl. 1897. **17.** p. 689.

—— Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

—— Die Reifungserscheinungen. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch., herausg. von Merkel und Bonnet. 1898. **8.** p. 847.

Karsten, G., Die sog. »Mikrosporen« der Planktondiatomeen usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22.** p. 544.

Mottier, D., Nuclear and Cell division in Dictyota dichotoma. Ann. of bot. **14.** p. 163

Strasburger, E., Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl usw. Biol Zentralbl. 1894. **14.** p. 817.

—— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Jena 1900.

Weismann, A., Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. Jena 1904.

Williams, J. Lloyd, Studies in the Dictyotaceae. Ann. of Bot. 1904. **18.** p. 141 u. 183.

Wolfe, J. J., Cytological studies on Nemalion. Ann. of bot. 1904. **18.** p. 607.

4. Befruchtung.

Für die Befruchtung der Algen gelten im Prinzip all die Regeln und Gesetze, welche für höhere Pflanzen bekannt geworden sind.

Fremdbefruchtung. Zu diesen gehört in erster Linie die Regel der Fremdbefruchtung, und diese wird wie in »höheren Regionen« erreicht durch die Diöcie. Eine solche ist vorhanden bei der Mehrzahl der Florideen, bei zahlreichen Siphoneen, bei Ectocarpeen, Cutleriaceen, Fucaceen usw., und zwar nicht bloß bei den Algen, welche eine deutliche Unterscheidung männlicher und weiblicher Organe gestatten, sondern auch bei typisch isogamen Formen. In dieser Beziehung stellt neben der altbekannten Ulothrix, neben Ectocarpus usw. wohl Dasycladus das netteste Beispiel dar. Berthold zeigte schon, daß die zahllosen Gameten, welche dem gleichen Individuum entstammen, absolut nicht zur Kopulation zu bringen sind, während solche von verschiedenen Stöcken sich glatt vereinigen.

Daß neben solchen Vorkommnissen die Monözie nicht selten ist, zeigen die vielfach einhäusigen Fucaceen, die Vaucherien, Charen usw. Eine Proterandrie oder Proterogynie ist in keinem der erwähnten Fälle nachgewiesen, dagegen ist für Vaucheria eine Selbstbefruchtung zweifellos, denn die benachbarten Oogonien und Antheridien öffnen sich vollkommen gleichzeitig, die Spermatozoiden der letzteren stürzen alsbald in das nächste Oogonium. Noch typischer ist der analoge Vorgang bei den Spirogyren, welche nach dem Rhynchonematypus kopulieren. Hier findet eine direkte Vereinigung von Schwesterzellen statt.

So wenig wie bei den höheren Pflanzen, lassen sich hier bei den Algen die Gründe erkennen, die im Einzelfalle für die Monözie, Selbstbefruchtung usw. maßgebend sind.

Sicherung der Befruchtung. Das Öffnen und Schließen der Blüten zu bestimmten Tageszeiten wiederholt sich bei den Algen insofern, als die Öffnung der Gametangien, Oogonien und Antheridien keineswegs regellos erfolgt, vielmehr öffnen sich die reifen Sexualorgane derselben Spezies — natürlich am gleichen Orte — alle gleichzeitig. Auch dafür bietet Dasycladus ein hübsches Beispiel. Alle Gametangien eines Individuums reifen gleichzeitig; und als ich einmal 20—30 reife Pflänzchen dieser Algen in ebenso vielen Kulturgefäßen isoliert hatte, färbte sich in allen diesen wie auf Befehl das Wasser binnen einer Viertelstunde intensiv grün. Alle Schwärmer waren fast gleichzeitig aus den Mutterzellen ausgetreten.

Ähnliche Erscheinungen kann man mutatis mutandis bei Bryopsis, Codium, Ectocarpus, Fucaceen, Cladophora, Ulothrix, Monostroma, Vaucheria usw. wahrnehmen. Auf ihnen beruht u. a. das rasche Ansammeln von Gameten an den Rändern der Kulturgefäße.

Die Zeit der Massenentleerung von Gametangien, Antheridien usw. ist natürlich bei den verschiedenen Arten verschieden. Besonders bevorzugt scheint der Tagesanbruch zu sein, so öffneten sich mir die Gametangien von Bryopsis in Neapel meistens zwischen 5 und 6 Uhr (im April). Famintzin gibt ähnliches für Valonia an, Dodel beobachtete an Ulothrix, die sich im Freien befanden, Klebs an Chlorochytrium, Hieronymus an Stephanosphaera ungefähr die gleichen Zeiten, analoges scheint mir für Ulva, Monostroma u. a. zu gelten.

Einige Stunden nach Sonnenaufgang treten im allgemeinen die Gameten von Ectocarpus aus, ich glaube auch diejenigen von Cutleria u. a., es ist aber unverkennbar, daß die späteren Tagesstunden für den Prozeß meistens

nicht gewählt werden, nur Dasycladus macht die einzige mir bekannte Ausnahme. Seine Gametangien platzten stets etwa um $4^1/_2$ Uhr nachmittags während des September-Oktober in Neapel.

Sexualorgane, die in der Abenddämmerung geöffnet würden, sind mir nicht bekannt, dagegen manche, welche dazu die Nacht wählen. So wird für die Vereinigung der Gameten von Spirogyra communis der Abend zwischen 10 und 11 Uhr angegeben, für die von Haematococcus 11 Uhr (Blochmann), ich selbst sah die Schwärmer von Codium elongatum im September-Oktober regelmäßig zwischen 12 und 1 Uhr nachts austreten, und beobachtete fernerhin bei Vaucherien (sessilis, aversa) die Befruchtung zwischen 2 und 4 Uhr morgens. Danach wäre es wohl möglich, nach berühmten Mustern eine Algenuhr als Spielzeug zusammenzustellen. Für die hellsten Tagesstunden hätte freilich wohl die Auswahl der Objekte ihre Schwierigkeit.

Unter den erwähnten Formen sind manche außerordentlich pünktlich, so notierte ich für Dasycladus immer 4 Uhr 20—4 Uhr 40 als Öffnungszeit, mochte sich derselbe auf den Trümmern Bajaes im Golf von Pozzuoli befinden oder losgelöst im Neapler Aquarium treiben; Codium hielt ziemlich genau die Zeit von 12 Uhr 20—12 Uhr 40 inne usw.; andere Gattungen dagegen sind unregelmäßiger, z. B. bei Vaucheria dehnt sich die Öffnungszeit verschiedener Sexualorgane über einen Raum von fast zwei Stunden aus.

Über die Ursachen, welche das Öffnen der Behälter zu bestimmter Zeit herbeiführen, liegen bestimmte Untersuchungen nicht vor. Gelegentliche Beobachtungen aber deuten darauf hin, daß die Vorgänge von außen, vielfach durch den Wechsel von Licht und Dunkel, induziert werden: gelingt es doch z. B. ohne weiteres, den Austritt der Gameten von Ectocarpus oder von Bryopsis durch Verdunkelung am Morgen zu verzögern. Man darf indes nicht allein an sofortige Wirkungen des einen oder anderen Agens denken, sondern an den täglich wiederkehrenden Wechsel der Temperatur, der Beleuchtung usw.; dieser dürfte es sein, welcher von langer Hand her den Öffnungsprozeß vorbereitet. Nur so scheint mir die relativ große Konstanz der Schwärmzeiten, z. B. bei Dasycladus, verständlich zu sein und ebenso die Tatsache, daß bei dieser Pflanze mäßige Verdunkelung am entscheidenden Tage den Gang der Ereignisse nicht hemmt.

Natürlich muß nicht bei allen Sexualorganen Licht oder Temperatur die Öffnung auslösen oder vorbereiten, es können beliebige andere Faktoren hemmend oder fördernd eingreifen. Wenn z. B. durch Übertragen aus fließendem in ruhendes Wasser oder durch Übergießen feucht gehaltener Kulturen mit Wasser Gametenbildung ausgelöst wird, so dürfte dabei von einer konstanten Beziehung zu bestimmten Tageszeiten vielfach nicht mehr die Rede sein, und ebenso fällt eine solche fort bei den Fucaceen, von denen wir (1, 522) berichteten. Wir erwähnten dort auf Grund alter Beobachtungen, daß Oogonien und Antheridien in großen Mengen auftreten, wenn die Pflanzen bei Ebbe bloßliegen.

Hier sind die Beziehungen zu dem Wechsel der Gezeiten noch mehr oder weniger zufällige, weit gesetzmäßiger dürften sie bei den Dictyotaceen sein, denn Williams fand, daß Oogonien und Antheridien von Dictyota in Mengen zur Zeit der Springfluten entleert werden. Sie beginnen ihre Entwickelung etwa 14 Tage vorher, zur Zeit der niedrigsten Ebbe. Wie im einzelnen die Gezeiten wirken, ist um so unklarer, als Kuckuck für Nemoderma tingitana gerade das Umgekehrte findet. Die Gameten treten während der »Nipptiden« aus, d. h. zur Zeit des ersten und letzten Mondviertels, wenn das Wasser nur wenig steigt und fällt.

In allen den Fällen, die wir hier besprechen, bleibt aber eines sicher, mag man die Ursachen der periodischen Entleerung kennen oder nicht, das ist die gleichzeitige Befreiung zahlloser Sexualzellen aus ihrer Hülle resp. die gleichzeitige Öffnung der sie bergenden Behälter.

Die biologische Bedeutung, welche einem solchen Prozeß zukommt, dürfte ziemlich klar aus einem Vergleiche mit den Windblütern hervorgehen. Wie bei diesen Wolken von Pollenkörnern, vom Winde getrieben, die Bestäubung sichern, so sorgen bei den Algen Wolken von Gameten oder Spermatozoiden, welche Strömung oder Eigenbewegung fortführt, dafür, daß auch die Individuen sich treffen, welche zu einer erfolgreichen Vereinigung befähigt sind. Die Wahrscheinlichkeit, daß wenige isolierte Gameten sich im weiten Meer begegnen, ist schon wegen der Strömungen nicht sehr groß.

Die Wolkenbildung ist natürlich nicht das einzige Mittel, um die Begegnung der Gameten zu sichern, vielfach kommt noch die Phototaxis hinzu, welche in der Lage sein dürfte, auch aus weiteren Distanzen die Sexualzellen zusammenzuführen. Ich schließe das aus folgendem: Bei ruhiger See fand ich am frühen Morgen einige Male die Oberfläche in der Nähe des Landes grünlich gefärbt durch zahlreiche Schwärmer resp. Gameten der Ulva, Enteromorpha, Monostroma u. a., welche selbst auf dem Grunde wuchsen. Die Zellchen waren nach einigen Stunden verschwunden. Man kann wohl annehmen, daß die Gameten durch das Licht an die Oberfläche gelockt werden, hier kopulieren und später zu Boden sinken. Es ist das im großen dasselbe, wie die Ansammlung der Gameten am Tropfenrande in der feuchten Kammer im kleinen.

Die eben erwähnten Hilfsmittel für die Vereinigung der Gameten sind, was nicht überraschen wird, nicht bei allen Algen vorhanden, z. B. ist ein Massenaustritt der Sexualorgane bei den ständig untergetaucht lebenden Fucaceen wie Sargassum, Cystosira usw., sowie bei Fucus-Arten deren Standorte nicht dem Wechsel der Gezeiten unterworfen sind, meines Wissens nie beobachtet. Trotzdem findet man natürlich Keimpflanzen neben den alten Büschen und ist dann geneigt, nach spezifischen Vorkehrungen zu suchen, welche in diesem Falle die Annäherung der Sexualzellen aus größerer Entfernung befördern möchten. Bislang aber ist nichts gefunden worden, und ich möchte fast bezweifeln, daß derartiges vorhanden sei, eher glaube ich, daß in diesen Fällen die Zahl der befruchteten Eier geringer ist. Letztere Annahme ist nicht direkt erweislich, die Tatsache aber, daß an den Nordseeküsten oft unglaubliche Mengen von Fucuskeimlingen vorkommen, während solche in der Ostsee (wo die Mutterpflanzen fast niemals emportauchen) sehr spärlich sind, gibt immerhin einiges zu denken.

Auch für die Florideen ist eine periodische Entleerung der Antheridien und Antheridienstände nicht nachgewiesen, und doch haften die Spermatien reichlich an den Trichogynen. Man kann sich wohl vorstellen, daß die »Bestäubung« bei relativ ruhigem Wasser erfolgt, und daß die schwebefähigen Spermatien durch schwache Strömungen an die Trichogynen getrieben werden, an welchen sie vermöge eines Schleimüberzuges hängen bleiben. Die Konsequenzen, welche sich in diesen wie in anderen Fällen aus einem Massenvorkommen der Individuen auf der einen, aus einer Isolierung auf der anderen Seite ergeben, brauche ich kaum auszumalen.

Auch mit den letzterwähnten sind die Hilfsmittel der Algen, welche auf eine Zusammenführung ungleichnamiger Sexualzellen abzielen, nicht erschöpft. Ich erinnere nur daran, daß die Oedogoniaceen sich in den Zwergmännchen offenbar ein ganz spezifisches Mittel geschaffen haben, um

die Antheridien in die Nähe der Oogonien zu bringen, allein es kann resp. muß wohl von einer weiteren Besprechung abgesehen werden, weil diese Fragen in den meisten Arbeiten nur nebensächlich behandelt sind. Ich bin überzeugt, daß eine erneute Prüfung der Frage noch mehr der einheitlichen Gesichtspunkte zu Tage fördern würde.

Unser obiger Bericht gab die Mittel an, welche die Sexualzellen der Algen aus relativ weiter Ferne zusammenzuführen imstande sind. Hat aber einmal eine gewisse Annäherung stattgefunden, dann darf man annehmen, daß auch die Chemotaxis noch fördernd eingreift und mit für eine endgültige Berührung sorgt. Diese Vermutung ist zwar nirgends exakt bewiesen, aber die Ähnlichkeit der das Ei von Ectocarpus oder von Fucus umwimmelnden Spermatozoidmassen mit denjenigen der Farne oder mit den Bakterien, welche in Pfeffer's bekannten Versuchen in das Kapillarrohr stürmen, ist so groß, daß man bis zum Beweis des Gegenteils an jener Hypothese festhalten darf. Man wird sie natürlich nicht auf obige braune Algen beschränken, sondern auch überall dort, wo die Spermatozoiden in Oogonien einschlüpfen, chemische Agentien verantwortlich machen, und schließlich sogar mit Haberlandt annehmen, daß sie es seien, welche die Kopulationsfortsätze der Spirogyren aufeinander führen.

Negative Chemotaxis dürfte es auch sein, welche nach dem Eindringen eines Spermatozoids in das Ei die überzähligen Männchen verscheucht. Wenn man besonders bei Ectocarpus und Fucus beobachtet, wie rasch sich im gegebenen Moment die Spermatozoiden von den Eiern zurückziehen, liegt zweifellos der Gedanke am nächsten, daß eine chemische Substanz rasch gebildet und ausgeschieden wird, welche bei den fraglichen Körperchen negative Bewegungen auslöst, und zwar deswegen, weil sie schädigend wirkt. Für diese Annahme spricht die Beobachtung von Farmer und Williams, wonach die Spermatozoiden von Halidrys, welche die Eier umringen, nicht selten absterben, kurz nachdem eins derselben in das Ei eindrang.

Nachdem gezeigt worden ist, daß die Narben von manchen phanerogamen Pflanzen Stoffe hervorbringen, welche fremde Pollen schädigen, und seitdem v. Dungern nachwies, daß in Seeigeleiern Substanzen vorhanden sind, welche fremdes Sperma töten, wird man wohl auch bezüglich der Algen nach Verbindungen fragen müssen, welche event. die Verschmelzung verschiedenartiger Gameten hemmen. Das ist nicht so müßig, weil im Meer zu gewissen Zeiten Gameten ganz verschiedener Gattungen und Arten durcheinander treiben. Möglich, daß »Antikörper« der skizzierten Art vorhanden sind, allein nachgewiesen wurden sie bislang nicht, und unerläßlich erscheinen sie auch nicht, es würde wohl das Ausbleiben positiv chemotaktischer Bewegungen ausreichen, um ein Ausbleiben der Kopulation bei ungleichartigen Sexualzellen zu erklären.

Empfängnisfleck.

Der Ort für die Aufnahme der Spermatozoiden ist an den Eiern, welche mit dem oft erwähnten hellen Empfängnisfleck versehen sind, von vornherein bestimmt; und dort, wo jene das Oogon nicht verlassen, pflegt durch die Lage des letzteren, rein mechanisch, dafür gesorgt zu sein, daß die Spermatozoen nur an der gewünschten Stelle mit dem Ei in Berührung kommen. Bei völlig freiliegenden Eiern (z. B. Cutleria) müssen andere Faktoren für richtige Aufnahme der männlichen Zellchen Sorge tragen: bekannt sind dieselben aber nicht.

Der Empfängnisfleck ist kein integrierender Bestandteil aller Eier: die Fucaceen z. B. dürften desselben entbehren, bei ihnen kann das Spermatozoid an beliebiger Stelle eindringen, und analoges gilt fast für alle Algen

bei welchen beide Gameten beweglich sind, mögen sie in der Größe gleich oder verschieden sein. Aus den verschiedensten Bildern, welche wir in früheren Kapiteln gaben, geht hervor, daß zwei bewegliche Gameten sich zwar mit Vorliebe »längsseit« an einander legen, daß sie aber auch in jeder beliebigen anderen Lage verschmelzen können.

rschmelzung. Sind die Spermatozoiden mit dem Ei oder die Gameten unter einander durch die oben geschilderten Mittel an bestimmter oder unbestimmter Stelle in Berührung gebracht, dann erfolgt die Vereinigung in der Regel sehr rasch, in wenigen Minuten pflegt vom Spermatozoid äußerlich nichts mehr sichtbar zu sein, und ebenso bilden in gleicher Zeit die Isogameten eine einheitliche Zygote.

Die direkte Beobachtung konstatiert in den meisten Fällen nicht viel mehr als ein ruhiges Zusammenfließen der Plasmamassen unter Schwinden der trennenden Hyaloplasmaschicht. Es ist aber kaum zweifelhaft, daß bei diesem Fundamentalprozeß sich energische Umwälzungen im Zellplasma abspielen, und diese kommen auch zum Ausdruck in Umrißänderungen bei Ectocarpus, in gewissen unruhigen Bewegungen am Empfängnisfleck der Vaucheria usw., sie sind nach Farmer und Williams besonders auffallend bei Halidrys. In Berührung mit dem Spermatozoid schwillt das Ei dieses Tanges ein wenig auf, wird dann an seiner Oberfläche warzig und entsendet kurze pseudopodienartige Fortsätze. Das dauert 3—5 Minuten, dann rundet sich das Ei unter schwacher Kontraktion wieder ab: das Spermatozoid ist inzwischen aufgenommen und alsbald folgt die Ausscheidung einer Membran. Leider ist auf solche Vorgänge von anderen Autoren nicht immer hinreichend geachtet worden, sie werden wohl ziemlich verbreitet sein.

Fig. 486. n. Goroschankin. *Chlamydomonas Braunii.* Kopulation der Gameten. *1* nach dem Leben, *2*, *3* nach gefärbten Präparaten. *sk* Spermakern. *ek* Eikern.

Es bedarf kaum noch der Erwähnung, daß den eben geschilderten Verschmelzungen eine Vereinigung der beiden in Frage kommenden Kerne in der Regel auf dem Fuße folgt, das ist überall konstatiert worden, wo man einmal gefärbt hat, und wo man das nicht tat, walten auch keine Zweifel. Zur Illustration genügen wenige Beispiele, die uns auch noch einiges über den Bau des Eies verraten mögen.

Den Vorgang bei Isogameten illustrieren Goroschankin's saubere Bilder (Fig. 486). Die Gameten von Chlamydomonas Braunii u. a. sind, wie wir früher sahen, mit einer festen Membran umgeben, sie legen sich meistens mit dem Mundende gegeneinander, die Membran wird an dieser Stelle aufgelöst und der Inhalt der einen (etwas kleineren) Zelle schlüpft zu dem der anderen hinüber. Die beiden Kerne wandern aufeinander zu, ihr Gefüge wird etwas lockerer, und dann vereinigen sie sich miteinander (Figur 486, *2*, *3*). Die Kernkörperchen sind noch lange getrennt sichtbar, ja

diese Doppelnukleolen scheinen ein Charakteristikum für viele Zygotenkerne zu sein. Daß der Plasmakörper der Zygote sich bei diesen Vorgängen noch kontrahiert (Fig. 486, *3*), mag nebenbei erwähnt sein. Auf die Chromatophoren kommen wir unten zurück. Die pulsierenden Vakuolen schwinden wohl.

Chlamydomonas kann mutatis mutandis sowohl als Typus für die Vereinigung nackter Gameten als auch für die Verschmelzung der Aplanogameten bei den Conjugaten gelten.

Die Befruchtung nackter Eier schildern wir am besten für Fucus, weil sie gerade hier durch Farmer, Williams und Strasburger gut untersucht ist. Das geschlechtsreife Ei führt (Fig. 487, *1*) einen großen Kern mit scharf vortretendem Kernkörperchen im Zentrum. Den Kern umgibt

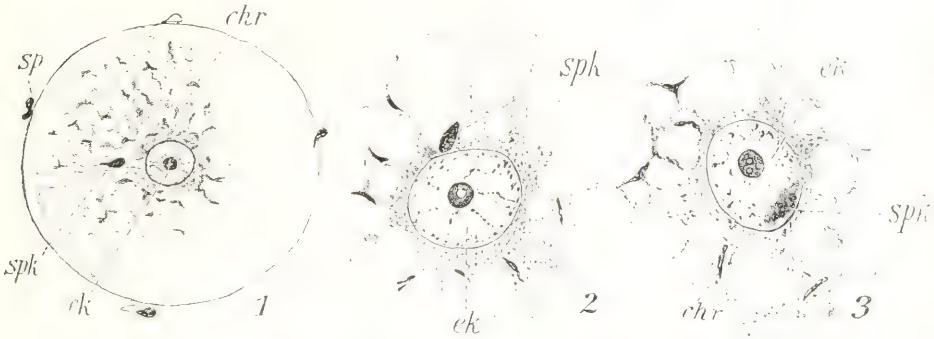


Fig. 487. *Fucus vesiculosus*. Befruchtung nach Farmer. *1* Querschnitt durch ein Ei. *2*, *3* Querschnitt durch das Zentrum desselben. *ek* Eikern. *spk* Spermakern. *sp* Spermatozoid. *chr* Chromatophoren.

eine dichte Plasmamasse, beide zusammen treten schon im lebenden Objekt als helle Masse hervor. Nach außen folgt dann ein Plasma, das vermöge seines Vakuolenreichtums großwabige Struktur erhält. Die Waben zeigen ziemlich deutlich radiäre Anordnung, und in ihren Wänden sitzen mit Vorliebe die Chromatophoren, die also hier eine »Profilstellung« in ähnlicher Weise annehmen wie in jungen Sporangien. Da sie sich von der Peripherie etwas entfernt halten, besitzen die Eier einen helleren Rand (Fig. 487, *1*). Ähnliches gilt auch für Dictyota (Williams).

Der Kern des Spermatozoids dringt von der Peripherie des Eies her sehr rasch gegen dessen Kern vor, schon 5 Minuten nach seinem Eintritt zeigen sich gewöhnlich die ersten Stadien der Verschmelzung von Ei- und Spermakern. Letzterer erscheint in den Präparaten zunächst als eine spindelförmige, kompakte und intensiv färbbare Masse (Fig. 487, *2*), später lockert sich diese etwas, legt sich dem Eikern an und vereinigt sich mit ihm unter Resorption der trennenden Kernwandung (Fig. 487, *3*). Die Substanz des Spermakernes ist noch lange erkennbar, ob aber die männliche und weibliche Kernmasse dauernd in der Weise getrennt bleiben, wie Häcker das für Tiere angibt, ist aus den vorliegenden Angaben nicht ersichtlich.

Man sieht, daß der geschilderte Vorgang der Befruchtung eines Seeigeleies ungemein ähnlich ist, doch sind auch Verschiedenheiten bemerkbar, z. B. fehlt bei den Fucaceen stets die Strahlung um den Spermakern, die bei Tieren oft so deutlich ist.

Nach der Verschmelzung der beiden Kerne tritt im Fucus-Ei, oder besser

in der Zygote, eine etwa 24-stündige Ruhepause ein; dann beginnt die in 1, 492 geschilderte Keimung. Dabei rücken die Chromatophoren an die Wand und nehmen schließlich Flächenstellung ein, der Kern teilt sich, und schon bei der ersten Mitose wird die höhere Chromosomenzahl (30—32) wieder hergestellt, nachdem ja, wie wir (S. 47) sahen, im Oogonium eine Reduktion der Chromatinelemente stattgefunden hatte.

In den Spermatozoiden war ein Centrosoma nicht sichtbar, auch in den Eiern ist mit Sicherheit ein solches nicht nachzuweisen, dagegen tritt es bei der ersten Teilung in der keimenden Zygote hervor. Es bleibt demnach unklar, ob das fragliche Körperchen mit dem Plasma des Spermatozoids eingeführt wurde, oder ob es einen anderen Ursprung hat.

Im Gegensatz zu den Fucaceen kann das Ei von Vaucheria als der Typus eines durch den Empfängnisfleck polarisierten Eies gelten. Die Entstehung desselben haben wir auf S. 49 geschildert und dort bereits darauf hingewiesen, daß die Hauptmasse des Plasmas sich am Vorderende befindet, während der Kern in der Mitte, nur von wenig Plasma umhüllt, zwischen großen Vakuolen suspendiert erscheint (Fig. 480 S. 49). Nach Eintritt des Spermakerns am Vorderende des Eies wird auch hier sehr rasch eine Membran gebildet, diese umhüllt jedoch, soviel ich sehe, nicht das ganze Ei, sondern verläuft nur quer durch die Mündung des Oogons, um dieses abzuschließen.

Bei Vaucheria sessilis vergehen im Gegensatz zu Fucus mindestens einige Stunden, bis der männliche Kern den Eikern erreicht hat. Während dieser Zeit verteilt sich das Plasma des Vorderendes gleichmäßig in der jungen Zygote, und entsprechend wandern die Chlorophyllkörper mehr nach

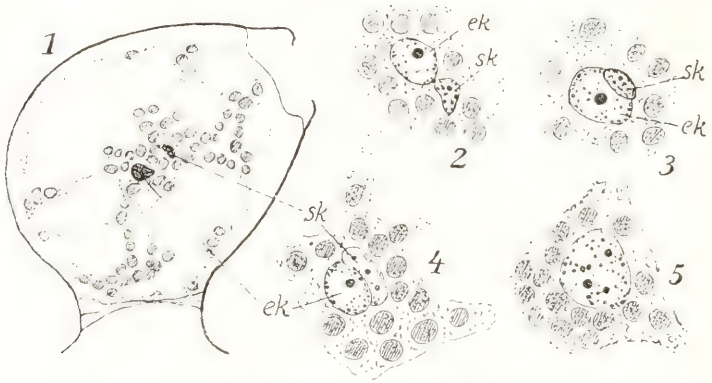


Fig. 488. *Vaucheria sessilis* n. Oltmanns. *1* Oogon nach Eintritt des Spermakernes vorn verschlossen. *2—5* Sukzessive Vereinigung der Kerne. *ek* Eikern. *sk* Spermakern.

vorn, um sich ebenfalls gleichmäßig zu verteilen (Fig. 488, *1*). Dann vereinigen sich die beiden Kerne (Fig. 488, *2, 3*) in ganz ähnlicher Weise wie bei Fucus, nur tritt hier schon viel zeitiger eine Auflockerung im Gefüge des Spermakernes in die Erscheinung. Auch der Eikern wird etwas voluminöser.

Nach dem einen oder anderen der angeführten Typen vollziehen sich fast alle sexuellen Vorgänge bei den Algen, mögen gleich oder verschieden gestaltete Gameten in Frage kommen. Der Abweichungen sind nur wenige. Von solchen mag zunächst erwähnt sein, daß sich die Vereinigung der Kerne bisweilen stark verzögert, besonders für Conjugaten konnte ja

Klebahn zeigen, daß dieselbe in den Zygoten sich erst mit beginnender Keimung vollzieht.

Wichtiger als dieser Befund sind die Vorgänge bei Sphaeroplea annulina var. Braunii. In die mehrkernigen Eier dringt nach Klebahn nur ein Spermakern ein und vereinigt sich nur mit einem der im Ei gegebenen Kerne (Fig. 476, S. 44); weiteres fand Klebahn nicht, und nach seinen Befunden muß man annehmen, daß der kopulierende der eigentliche Eikern sei, während die übrigen untätig und bedeutungslos liegen bleiben. Nach Golenkin's Angaben würde aber die Sache nicht ganz zutreffen; nach ihm verschmilzt zwar bei Sphaeroplea Braunii der Spermakern erst mit einem der Eikerne, später aber würden sich mit dem resultierenden Kopulationskern auch die anderen im Ei vorhandenen Nuclei vereinigen.

Die Sache bedarf wohl erneuter Prüfung aus folgendem Grunde. Ältere Autoren ließen die zahlreichen Kerne, welche ursprünglich in den Oogonien von Vaucheria, Saprolegnia, Peronospora, Albugo usw. vorhanden sind, zu einem Eikern kurz vor der Eireife verschmelzen. Später aber wurde von mir für Vaucheria (S. 49), von anderen Autoren für die anderen erwähnten Pflanzen gezeigt, daß der Eikern niemals aus einer Verschmelzung mehrerer Kerne resultiert, daß vielmehr alle überzähligen Kerne bis auf einen aus den Eiern beseitigt oder doch in denselben unschädlich gemacht werden. Diesen Befunden würden sich Klebahn's Resultate anschließen. Die im Ei nicht kopulierenden Kerne hätten danach keine andere Bedeutung als die überzähligen Kerne der Oogonien von Vaucheria, Fucaceen usw. Golenkin's Beobachtungen dagegen stehen nicht bloß mit dem eben Erwähnten in Widerspruch, sie sind, soweit ich sehe, fast die einzigen, welche sich der allgemeinen Regel nicht fügen, wonach von den niederen Pflanzen empor bis zu den höchsten Spermakern und Eikern nicht bloß völlig homolog, sondern aus der gleichen Anzahl von Chromosomen zusammengesetzt sind. In Konsequenz davon muß dann der Kern der Zygote immer nur aus zwei solcher gleichwertigen Elemente kombiniert werden. Diese unter den Botanikern besonders von Strasburger betonte Auffassung muß in dem Kern naturgemäß den wesentlichen Träger der Vererbung sehen und weiter darauf hinweisen, daß bei jeder sexuellen Vereinigung die Eigenschaften der beiden Eltern annähernd gleichmäßig auf den jugendlichen Keim übergehen.

Ich halte diese Theorie im wesentlichen für richtig; Gegner derselben können aber nicht bloß auf Golenkin's noch unwiderlegte Angaben verweisen, sondern auch auf die Befunde von Gerassimoff. Dieser Autor sah zweikernige Spirogyrazellen mit einkernigen zu einer normalen, keimungsfähigen Zygote verschmelzen. Wie jene abweichenden Zellen erzielt werden, ist in 1,61 angegeben. Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß in einer solchen doppelkernigen Kammer jeder Kern dem einer normalen Zelle entspricht.

Rufen diese Tatsachen gegen die erwähnte Theorie Bedenken wach, so darf auch nicht verschwiegen werden, daß derselben ev. von einer anderen Seite Gefahr droht, nämlich durch die Beobachtungen über Polyspermie, die ja auch für Tiere bekannt ist. Berthold und ich haben für Ectocarpus beobachtet, daß mehr als eine männliche Zelle mit der weiblichen verschmelzen kann; Klebs gibt für Protosiphon Vereinigung von drei Gameten an, und Farmer u. Williams sahen mehr als ein Spermatozoid in das Ei von Fucus eindringen. Das sind die am sichersten beobachteten Fälle; in der Literatur kehren andere wieder, die wohl auch

größtenteils richtig sind. Weder bei Ectocarpus noch bei Protosiphon liegen völlig klare Beobachtungen über das Schicksal der Kerne in diesen Fällen vor, dagegen geben Farmer u. Williams für Fucus an, daß tatsächlich zwei Spermakerne mit einem Eikern verschmelzen können. Freilich sind solche Fälle wohl selten — die genannten Autoren fanden unter mehreren tausend Eiern nur drei polysperme —; und deshalb war nicht ausgeschlossen, daß sie Abnormitäten darstellen.

Immerhin ist das Folgende zu betonen: Gibt es eine normale Polyspermie und bestätigen sich andererseits die Angaben von Golenkin über Sphaeroplea, dann haben wir in einem Fall ein Dominieren der männlichen Kernsubstanz, auf der anderen Seite ein solches der weiblichen in den Zygoten, Dinge, die sich unseren heutigen Vorstellungen über die Befruchtung nicht eben leicht einfügen.

Um über alle solche Fragen ein Urteil zu gewinnen, bedarf es auch eines Studiums der Kernteilungen in den Keimlingen. Sie sind in den wenigsten Fällen angestellt, nur für Fucus und Dictyota weiß man, daß die Teilungen in der Zygote sofort mit der normalen Chromosomenzahl einsetzen. Während (S. 47) bei diesen beiden Pflanzen in den Oogonien 16 Chromosomen gezählt wurden, bilden die Kerne der jungen Pflanzen wieder 32.

Chromatophoren.

Die höher stehenden Algengruppen verzichten, wie wir auf S. 37ff. zeigten, vielfach darauf, ihren Spermatozoiden Chromatophoren irgendwelcher Art mit auf den Weg zu geben, und daraus ergibt sich ohne weiteres, daß im Gegensatz zum Kern jenes Organ der Zelle bei der Befruchtung als solcher und bei der aus ihr resultierenden Vererbung keinerlei Rolle spielt. Bei Pflanzen von der genannten Art liefert ausschließlich das Weibchen die Farbkörper für die Nachkommen; so bei den Charen, Vaucherien, Coleochaeten und Florideen.

Bei letzteren ist vielleicht nicht einmal immer die Eizelle mit einem Chromatophor versehen, wenigstens gibt Schmitz an, daß die Karpogone von Callithamnion corymbosum u. a. keine Chromatophoren besitzen; solche kommen nach ihm nur aus der Auxiliarzelle in die Sporophyten und die Sporen. Von anderen Autoren konnte das nicht mit Sicherheit bestätigt werden. Klar ist aber auf alle Fälle, daß bei der Kleinheit der sporogenen Zelle in der Gruppe der Callithamnien, Rhodomeleen usw. höchstens Fetzen eines Chromatophors in die Auxiliarzelle gelangen können. Selbst wenn diese sich später vergrößern, müssen doch zahlreiche Farbkörper aus der Auxiliarzelle mit in den Sporophyten eingehen.

Wo in den Spermatozoiden (Bryopsis usw.) kleine Chromatophoren gegeben sind, pflegen diese kurz nach vollendeter Kopulation (1, 305) noch sichtbar zu sein. Später entschwinden sie der Beobachtung, und es bleibt ungewiß, ob sie sich zu normal gefärbten Chlorophyll- usw. -Körpern ausgestalten, oder ob sie zugrunde gehen.

Eine Zerstörung von Chromatophoren findet bei der Vereinigung von Isogameten kaum statt. Bei zahlreichen Chlorophyceen, Ectocarpeen usw., besonders denjenigen, welche in jedem Schwärmer nur einen Farbkörper führen, kann man die Chromatophoren verschiedener Abstammung getrennt in der Zygote erkennen und (z. B. leicht bei Ectocarpus) nachweisen, daß sie unverändert in die Keimpflanze eingehen.

Ob solches überall zutrifft, bleibt freilich zweifelhaft, denn Chmielewsky gibt an, daß in die Zygoten von Spirogyra zwar beiderlei Chlorophyllbänder eintreten, daß aber das aus der männlichen Zelle stammende zerstört wird (1, 68). Ist das richtig, so würde hier die Pflanze auf einem anderen Wege dasselbe erreichen, was sonst durch Reduktion oder

vollständige Ausschaltung der Chromatophoren aus den Antheridien resp. Spermatozoiden erzielt wird.

Overton's Angaben freilich (1, 68) lauten anders, nach ihm teilt sich das männliche Chromatophor in den Zygoten der Spirogyren durch einen Querriß, und die so entstandenen Hälften setzen sich an je ein Ende des weiblichen Chlorophyllbandes an.

Wer recht hat, läßt sich jetzt natürlich nicht übersehen. Jene Angaben regen aber die Frage an, wo die beiden Chromatophoren einer Zygote bleiben, wenn die aus ihr hervorgehenden Pflanzen in jeder Zelle nur ein solches Organ führen, wie z. B. Mesocarpus, Spirogyra-Arten, Ulothrix, Monostroma usw. Verschmelzen sie beide? Wird eins zerstört, oder werden sie bei der Keimung derart auf die Zellen des Keimlings verteilt, daß eine ein »männliches«, eine andere ein »weibliches« Chromatophor erhält?

Die Verfärbung derjenigen Zygoten, welche in einen Dauerzustand übergehen, beruht natürlich in erster Linie auf einer Veränderung der Chromatophoren. Dieselben werden scheinbar kleiner und stets unansehnlicher, aber sie verschwinden nicht und sind stets zu finden gewesen, wo man sorgfältig danach gesucht hat.

Aufspeicherung von Öl, Fett und anderen Reservesubstanzen bedingt natürlich auch eine modifizierte Färbung der Zygoten, und besonders ist es bekanntermaßen das Hämatochrom, das diese hervorruft. Über diesen Körper ist schon an verschiedenen Stellen unseres Buches berichtet worden, wir brauchen auf ihn wie auf die Reservesubstanzen kaum zurückzukommen. Höchstens kann man noch einmal darauf hinweisen, daß besonders diejenigen Hypnozygoten reichlich jenen Stoff entwickeln, welche zur Ruhe auf trockenem Boden bestimmt oder verurteilt sind. Ich erinnere nur an Sphaeroplea, Haematococcus u. a.

Die Membran der Zygoten bleibt dort einfach, wo sofortige Keimung derselben einsetzt; sie wird stark verdickt und in der verschiedensten Weise verändert an den längere Zeit ruhenden Zygoten. Darüber ist in den einzelnen Kapiteln schon das Nötige berichtet worden. Es scheint mir unnötig, hier noch einmal darauf zurückzukommen, weil Dinge von theoretischer Bedeutung kaum dabei zu verzeichnen sind. *Membran.*

Nachdem alle mikroskopischen Befunde dargetan, daß jegliche Befruchtung unweigerlich mit der Verschmelzung zweier heterogener Kerne verknüpft ist, entstand der Wunsch, diesen Dingen auch experimentell beizukommen. Eine Handhabe dafür bot sich zunächst durch die Befunde von O. und R. Hertwig. Diese Autoren trennten bekanntlich durch Schütteln der Seeigeleier in Wasser von letzteren kernlose Stücke ab, welche sich für eine gewisse Zeit lebensfähig erhielten. Boveri zeigte, daß solche Eifragmente durch Spermatozoiden befruchtet werden und dann Zwerglarven entwickeln. H. E. Ziegler, Delage u. a. haben die Befunde bestätigt und zum Teil die Resultate erweitert. *Merogonie.*

Den freischwebenden Seeigeleiern die Eier der Fucaceen an die Seite zu stellen, lag nahe. Farmer und Williams beobachteten an zufällig abgeschnürten kernlosen Eistücken von Halidrys das Eindringen der Spermatozoiden. Winkler gelang es ferner, in systematisch darauf gerichteten Versuchen die Eier von Cystosira beim Austritt aus dem Oogon zerschnüren zu lassen; er beobachtete dann die Entwickelung der kernlosen Eistücke zu Keimlingen, wenn ein Spermatozoid in dieselben eingedrungen war. Die jungen Pflänzchen waren schwächer als andere, die aus normalen Eiern hervorgegangen waren, und standen auch hinter solchen zurück.

welche ihren Ursprung kernhaltigen Eifragmenten verdankten. Die volle Entwickelung der Kulturen dauernd zu verfolgen, gelang aus naheliegenden Gründen nicht, und so bleibt es zweifelhaft, ob jene erstgenannten Keimlinge, die uns hier ja am meisten interessieren, zu geschlechtsreifen Pflanzen heranwachsen können.

Die hier geschilderten Vorgänge werden gewöhnlich so aufgefaßt, als ob das Spermatozoid, welches in die kernlosen Eistücke eindringt, diese zur Weiterentwickelung veranlasse. Man kann aber die Sache auch wohl umkehren und sagen, daß die Spermatozoiden durch Zufuhr von Nährmaterialien, von geeignetem Plasma usw. zum Wachstum befähigt werden. Ist das richtig, so läge eine männliche Parthenogenesis vor, und diese ist nichts erstaunliches; wir wissen ja sicher, daß die männlichen Schwärmer von Ectocarpus siliculosus glatt keimen 1, 470), wenn die Vereinigung mit einer weiblichen Zelle ausblieb. Haben die Spermatozoiden der Fucaceen auch unter normalen Bedingungen die Fähigkeit zu isolierter Keimung eingebüßt, so könnte diese doch wieder erwachen, wenn sie entsprechend ernährt werden.

Für solche Auffassung spricht u. a. die Tatsache, daß bei den Oedogonien die Spermatozoiden gelegentlich wieder den Charakter vegetativer Zellen annehmen.

Diese Erwägungen führen nun ohne weiteres zu der Frage, wie weit Parthenogenesis unter den Algen überhaupt vorkommt. Eine solche erschien den älteren Autoren als etwas Zufälliges; erst neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß auch in diesen Dingen Gesetzmäßigkeiten walten, und daß meistens keine inneren Anlagen, sondern die Außenwelt eine solche Zeugung herbeiführt. Deshalb besprechen wir die Frage in dem Kapitel über formative Reize.

Literatur.

Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München 1889. **5.** p. 73.

— Über Befruchtung. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickelungsgesch. 1892. **1.** p. 386.

Delage, Y., Études sur la mérogonie. Arch. de zool. expérim. et gén. 1899. 3. sér. **7.** p. 383.

— Sur l'interprétation de la fécondation mérogonique. Das. 1899. **7.** p. 511.

Dungern, E. v., Neue Versuche zur Physiologie der Befruchtung. Zeitschr. f. allg. Physiol. 1901. **1.** p. 1.

Gerassimoff, J. J., Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Moskau 1901.

— Über die kernlosen und die einen Überfluß an Kernmasse enthaltenden Zellen bei Zygnema. Hedwigia 1904. **44.** p. 59.

— Über die Größe des Zellkerns. Beih. z. bot. Zentralbl. 1904. **18.** p. 45.

— Ätherkulturen von Spirogyra. Flora 1905. **94.** p. 79.

Häcker, V., Über die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen. Anatom. Anzeiger. 1902. **20.** p. 440.

— Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 1902. N. F. **30.**

Hertwig, O. u. R., Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1887. **20.** p. 120.

— O., Experimentelle Studien am tierischen Ei. Das. 1890. **24.** p. 268.

Kuckuck, P., Neue Untersuchungen über Nemoderma. Wissensch. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland. 1904. N. F. **5.**

Williams, Lloyd, Studies on Dictyotaceae. Ann. of bot. 1904. **18.**

Winkler, H., Merogonie und Befruchtung. Pringsh. Jahrb. 1901. **36.** p. 753.

Ziegler, H. E., Experimentelle Studien über die Zellteilung. Arch. f. Entw.-Mechanik. 1898. **6.** p. 249.

5. Homologien.

Die Anordnung des Stoffes in zahlreichen Kapiteln unseres Buches basierte auf der viel diskutierten und fast allgemein anerkannten Voraussetzung, daß sich die Sexualität in nicht wenigen Algengruppen selbständig herausgebildet habe, und daß sie dann in den einzelnen Verwandtschaftskreisen von isogamer zu oogamer Befruchtung fortgeschritten sei. Ist dieser Satz richtig, so ergibt sich von selber eine Homologie der Gameten unter einander und ebenso eine solche der sie einschließenden Behälter, als da sind Gametangien, Oogonien und Antheridien, wie das besonders Goebel seit langer Zeit betont hat. Konsequenterweise darf man die fraglichen Gebilde zunächst nur innerhalb jeder Gattung und Gruppe zu einander in Parallele bringen, aber man wird doch nicht fehl gehen, wenn man sie weiterhin in der ganzen Algenreihe homologisiert.

Die Sache leuchtet sofort ein für die isogamen und die halb oogamen Formen, wenn ich mich so ausdrücken darf. Wir brauchen kein Wort darüber zu verlieren, daß alle Zellen einer Ulothrix, einer Cladophora oder eines Dasycladus usw., welche Gameten produzieren, unter einander homolog sind, und ebenso springt die Homologie in die Augen zwischen den männlichen und weiblichen Gametangien von Ectocarpus, Cutleria, Bryopsis, Codium, Sphaeroplea und zahlreichen anderen Gattungen. Etwas schwieriger wird, wenigstens scheinbar, die Entscheidung bei den Algen mit typischen Oogonien, welche wir seinerzeit als die Endglieder der verschiedenen Parallelreihen ansprachen. Allein die Entwickelungsgeschichte deckt fast immer die Parallelen auf. Wir haben in Bd. I bei Behandlung der Familien mehrfach darauf hingewiesen und erinnern nun daran, daß z. B. bei den Volvocinen und bei den Fucaceen Zwischenformen (Durvillaea) vorhanden sind, welche unweigerlich dartun, daß die ursprünglichen Isogameten im Laufe der Zeiten in die Oogonien und Antheridien übergeführt wurden. Solche Umwandlung kam wesentlich durch eine Förderung der Teilungen in den Antheridien, durch einen Rückgang derselben in den Oogonien zustande; das ist bei den Fucaceen ohne weiteres deutlich, und auch für Volvox kann man dasselbe annehmen, denn das Oogonium und die Spermatozoidmutterzelle (Antheridium) sind schon ihrer Lage nach homolog. Im ersteren sind die Teilungen unterblieben, im letzteren werden sie sehr weit getrieben. In dieser Weise reiht sich Volvox zwanglos anderen Algen an, und mir scheint, wie ich hier nochmals betone, kein Grund zu der Klein'schen Meinung zu sein, wonach das Spermatozoidbündel von Volvox und Eudorina eine besondere männliche Generation darstellt. Am wenigsten wird derjenige Klein zustimmen, der unsere später zu gebende Darstellung des Generationswechsels für zutreffend hält.

Bei den Oedogoniaceen sind, meiner Meinung nach, die fadenbürtigen Antheridien in einem Falle den Androsporen, im anderen den Oogonien homolog. Auch hier gilt das, was wir soeben bezüglich einer vermehrten oder verminderten Teilung hervorhoben, und außerdem wäre an das zu erinnern, was wir in **1**, 221 ausführten. Die Zwergmännchen werden am leichtesten verstanden, wenn man sie als sekundäre Bildungen betrachtet, hervorgebracht durch die Notwendigkeit, die Antheridien den Oogonien zu nähern.

Die Homologie der Sexualorgane bei Vaucheria dokumentiert sich nicht bloß in der gleichartigen Stellung derselben an den Tragsprossen, sondern auch (**1**, 324) in der anfangs gleichartigen Ausfüllung derselben mit vakuoligem, vielkernigem Plasma.

Antheridien und Oogonien (resp. Karpogone) stellen bei Coleochaeten wie bei Florideen die Endzellen kürzerer oder längerer Seitenzweiglein dar, und deshalb ist auch hier über den Stand der Dinge kein Zweifel; nur eine Form macht Schmerzen: die Coleochaete scutata. Hier stehen zwar die Oogonien an den Enden liegender Zellreihen, die Antheridien aber gehen aus beliebigen Zellen der Scheibe hervor (**1**, 245). Goebel's Hoffnung, daß die Antheridien sich doch noch als Enden einer Zellreihe erweisen möchten, dürfte kaum in Erfüllung gehen, dagegen kann man sich die Lage der fraglichen Sexualorgane auf andere Weise plausibel machen. Betrachtet man, wie das doch wohl richtig ist, Col. scutata als eine reduzierte Form, hervorgegangen aus anderen Arten mit aufrechten Fäden, welche einer Sohle entsprangen, so kann man annehmen, daß die Antheridien ursprünglich den aufrechten Fäden ansaßen, später aber mit Reduktion dieser in die Scheibe verlegt wurden. Eine solche Rückverlegung von Fortpflanzungszellen in die Haftscheiben ist bei Braunalgen (vgl. z. B. Phaeostroma) gar nicht selten, und ich bezweifle sehr, ob auch bei ihnen immer die ursprünglich vorgeschriebene Stellung am Fadenende gewahrt wird.

Bezüglich der Florideen muß dann noch die Frage gestellt werden, wie das auch schon früher geschehen ist, ob etwa auch die Auxiliarzellen den Karpogonen homolog seien. In einigen Fällen haben sie tatsächlich dieselbe Stellung wie die Karpogonien, allein das ist keineswegs immer so. Man vergleiche nur unseren Bericht (**1**, 688) über die Nemastomaceen. Dort bildet sich fast in jeder Gattung die Auxiliarzelle an einem anderen Ort; zudem kann man auch bei Ceramiaceen, Rhodomeleen usw. kaum Tatsachen auffinden, welche geeignet wären, jene Vermutung zu stützen. Heute, wo wir wissen, daß die Auxiliarzellen nur Nährzellen sind, ist es auch durchaus begreiflich, daß sie an einem beliebigen Teil der Pflanze herausgebildet werden können.

Am wenigsten leuchtet auf den ersten Blick die Übereinstimmung zwischen den Oogonien und Antheridien von Chara und Nitella ein. Goebel hat jedoch gezeigt, daß sich auch hier Ähnlichkeiten herausfinden lassen. Ich habe darüber in **1**, 343 berichtet und bemerke hier nur, daß meine Angabe bezüglich der ersten Teilungswand des Antheridiums auf 1, 341 und 343 unrichtig ist. Die kugelförmige Antheridialanlage wird *erst* durch zwei auf einander senkrechte Längswände in Quadranten geteilt, und diese zerfallen *dann* durch *Quer*wände in Oktanten.

Inwieweit sind nun die ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorgane den geschlechtlichen homolog?

Eine Homologie der Sexualorgane existiert sicher nicht mit den verschiedenartigen Brutknospen, Gemmen usw. Die Gemmen von Seirospora **1**, 666), die Brutknospen der Sphaeclariaceen, wohl auch die Monosporen der Tilopterideen usw. sind unverkennbar, ebenso wie die Brutknospen zahlreicher Laub- und Lebermoose unabhängig von einander, phylogenetisch ziemlich spät, entstanden, bald der eine, bald der andere Teil des Algenkörpers gab ihnen den Ursprung, und so kommen sie als Spezialbildungen für unsere Frage nicht ernsthaft in betracht.

Anders steht die Sache mit den meisten Zoosporen; diese dürften im obigen Sinne älteren Datums sein. Zur Klärung der Situation erinnere ich an Protosiphon. Die Alge besitzt nur eine Schwärmerform, die fraglichen Zellen kopulieren oder kopulieren nicht, je nach den äußeren Bedingungen, so daß man kaum weiß, ob man von Schwärmern oder von Gameten reden soll. Die Sexualität ist hier noch in ihren ersten Anfängen, gleichsam in einem labilen Zustande, sie kann aber bei anderen Formen zu einer absolut

festen Einrichtung werden. Es ist nun ohne Schwierigkeit vorstellbar, daß alle von Protosiphon oder von einer dieser ähnlichen Alge erzeugten Schwärmer die Fähigkeit zu isolierter Keimung verlieren und dadurch zu typischen Gameten werden. Dieser Fall ist realisiert bei Dasycladus, Codium, Bryopsis usw., hier sind nur Gameten vorhanden, und im phylogenetischen Sinne sind alle ev. bei den Vorfahren vorhanden gewesenen ungeschlechtlichen Schwärmer in der Bildung von Gameten aufgegangen, wie das schon so häufig gelehrt ist, zuletzt von Celakovsky.

Dem ist aber bekanntlich nicht überall so. Cladophoren, Ulven oder wie sie sonst noch heißen mögen, stören scheinbar das eben entworfene Bild, denn hier gibt's neben den Gameten deutlich unterscheidbare Zoosporen. Die Annahme liegt nahe, daß auch hier die Zoosporen die alleinige Fortpflanzungsform der Vorfahren darstellen, wie das bei so vielen Flagellaten und Flagellaten-ähnlichen Formen noch heute der Fall ist, und daß diese weiterhin sich in geschlechtliche und ungeschlechtliche Schwärmer differenziert haben. Form und Funktion von Zoosporen blieb für gewisse Schwärmzellen erhalten, während andere dieselben verloren und gleichzeitig die Sexualität erwarben. Anders ausgedrückt: Die Fäden, Sproßsysteme und sonstigen Zellen und Zellverbände, welche anfänglich nur asexuell waren, wurden zu Gametophyten, denen aber in mehr oder weniger hohem Maße die Fähigkeit zur Zoosporenbildung verblieb, und zwar derart, daß die nämliche Zelle die eine wie die andere Schwärmerform erzeugen kann.

Etwas komplizierter ist die Sache bei Ulothrix u. a., wo nicht bloß Zoosporen und Gameten vorhanden sind, sondern auch noch abweichend gestaltete Mikrozoosporen. Am einfachsten wird man annehmen, daß die letzteren Zwischenstufen zwischen Zoosporen und Gameten darstellen. Man dürfte dazu berechtigt sein, weil die Mikrozoosporen von Draparnaldia gelegentlich kopulieren. Indes sind wohl auch andere Erklärungen gangbar, z. B. die Vermutung, daß es sich um Rückschlagsbildungen der Gameten (Parthenogameten) handeln könne.

Diese für Ulothrix usw. vielleicht nicht übermäßig plausible Auffassung wird recht wahrscheinlich für die »neutralen Schwärmer«, welche Berthold, Sauvageau und ich aus plurilokulären Sporangien von Ectocarpus erhielten, wie das in 1, 471 geschildert wurde. Unsere allerdings recht unvollkommenen Versuche scheinen mir tatsächlich jene neutralen Schwärmer als Parthenogameten zu kennzeichnen. Mag dem aber sein wie ihm wolle, viel weniger zweifelhaft dürfte sein, daß sich jene neutralen Schwärmer, die zunächst von Gameten nicht unterscheidbar sind, bei den Verwandten des Ectocarpus siliculosus auch äußerlich von jenen abheben, wie sich nach Sauvageau in den verschiedenen plurilokulären Sporangien von Giffordia (vgl. 1, 471, Fig. 287) zu erkennen gibt. Diese Verhältnisse sind in 1, 471 ausführlicher besprochen. Hier kam es nur darauf an, zu zeigen, wie eine einzige Form von Sporangien und Schwärmern sich nicht bloß in zwei, sondern auch in mehr Richtungen differenzieren und ausgestalten kann.

Gerade bei den Phaeosporeen bleibt freilich ein Punkt noch ungeklärt. Da wir die Vorfahren derselben nicht oder ganz mangelhaft kennen, kann man kaum eine Vermutung über den Zusammenhang der uni- und plurilokulären Sporangien haben. Diese beiden Organe sind heute so verschieden, daß man sich über die Entstehung derselben keine genügende Rechenschaft geben kann. Ganz allgemein wird man ja wohl auch hier den Ursprung aus gemeinsamer Basis annehmen können.

Dieselbe allgemeine Behauptung wird man auch in Ermangelung von etwas Besserem für die Florideen aufstellen können. Die Wurzeln dieser

Gruppe kennen wir meiner Meinung nach nicht und wissen danach auch wenig über einen etwaigen gemeinsamen Ursprung der verschiedenartigen Fortpflanzungsorgane; immerhin bieten die einfachsten Florideen, wie Chantransia, Batrachospermum usw. gewisse Anhaltspunkte. Die Monosporen der Chantransia haben genau dieselbe Stellung wie die Antheridien, ebenso stehen bei den Batrachospermen, welche Monosporen in den Zweigbüscheln der Langtriebe erzeugen, jene neben und zwischen den Antheridien. Geht daraus schon eine Homologie deutlich hervor, so zeigt sich eine solche wohl weiter in der von Sirodot konstatierten Tatsache, daß in gewissen Fällen schwer zu definierende Zwischenstufen zwischen Spermatien und Monosporen vorkommen.

Für viele Fälle ist weiterhin eine Homologie der Tetrasporangien mit den Monosporangien sowie mit den Antheridien klar: besonders bei Formen, wie Callithamnion usw., wo es sich um fädige Thallome handelt, korrespondiert die Entstehung aller jener Gebilde mit einander. Endzellen pflegen die Ursprungsorte zu sein, und das mag auch auf Grund der Schmitz'schen Fadenlehre dort noch festgehalten werden, wo die Antheridien oberflächlich stehen, während die Tetrasporangien in die Rinde versenkt sind. Zweifel dagegen können sich z. B. bezüglich der Rhodomeleen erheben. Doch ich glaube, daß man unter Berücksichtigung unserer Erörterungen auf 1, 662 auch in dieser Familie das Tetrasporangium als einen einzelligen Seitenast radiärer Zweiglein betrachten kann.

In dieser Familie sind übrigens Auxiliarzellen und Tetrasporangien offenbar homolog; doch ist zu betonen, daß dies keineswegs in allen Florideengruppen Regel ist, wie besonders die bereits erwähnten Nemastomeen lehren.

Ist einmal die Differenzierung der Schwärmer in Zoosporen, Gameten usw., wie wir sie oben schilderten, bei den niederen Gliedern einer Gruppe erfolgt, so kann es nicht wundernehmen, wenn sie auf die höheren Glieder, die von jenen abstammen, übertragen wird. Z. B. haben zweifellos die Aphanochaeten nicht bloß ihre Gameten, sondern auch ihre Zoosporen von den Chaetophoreen geerbt, und dasselbe würde von den Coleochaeten gelten, falls diese, wie wir annehmen, von den Aphanochaeten herzuleiten sind. Natürlich gilt dieselbe Überlegung für niedere und höhere Protococcoideen, für Ulothrix und seine Derivate usw. Auch auf die Volvocinen möchte man das Gesagte anwenden, wenn hier auch die Sache etwas schwieriger ist. Wir sahen 1, 148, daß jede Zelle in der Kugel von Pandorina, Eudorina usw. einer freien Zelle von Chlamydomonas entspricht. Wie die letzteren, so kann auch jede der ersteren Zoosporen bilden. Diese aber bleiben, ähnlich wie die von Hydrodictyon unter einander in Verbindung und schlüpfen vereinigt aus, um nachher vollends auszuwachsen und die Fähigkeit zu erneuter Teilung zu erlangen. Volvox unterscheidet sich von Eudorina nur dadurch, daß infolge der Arbeitsteilung nicht mehr alle, sondern nur einige Zellen teilungsfähig geblieben sind: im übrigen aber entspricht sicher die Mutterzelle einer Volvoxkugel einer beweglichen vegetativen Zelle von Chlamydomonas, wie das auch besonders Klein betont hat. Ihm werden auch die meisten Botaniker zustimmen. Von zoologischer Seite freilich, namentlich von Bütschli, ist eine andere Auffassung vertreten worden. Danach sind die Parthenogonidien von Volvox parthenogenetische Eier. Ist es nachgewiesen (1, 466), daß die Eier einiger Ectocarpeen usw. zu gewissen Zeiten mit, zu anderen ohne Befruchtung keimen, so könnte man wohl für Volvox ähnliches diskutieren, indem man noch mit Bütschli darauf hinweist, daß sowohl die Oosporen als auch die Parthenogonidien

dieser Alge gleiche Produkte liefern. Allein mir scheint doch die ganze Phylogenie der Volvocinen mehr auf die erste Deutung hinzuweisen.

Immerhin ist es nicht überflüssig, sich einmal für andere Algen gleiches zu überlegen, z. B. haben die Zoosporangien von Coleochaete in ihrer Entwickelung eine erhebliche Ähnlichkeit mit den Oogonien. Da die Zoosporen auch im Bau von denjenigen der Chaetophoren und Aphanochaeten etwas abweichen, kann die Frage, ob sie parthenogenetische Eier sind, wohl gestellt werden. Ich meinerseits möchte dieselbe hier nicht bejahen, aber man wird sich doch immer vergegenwärtigen, daß durchaus nicht alle Zoosporen phylogenetisch gleichen Ursprunges sein und auf diejenigen der primitiven Gruppen zurückgehen müssen. Sie können, unabhängig von solchen, in ähnlicher Weise sekundär entstanden sein, wie etwa die Brutknospen der Sphacelarien. Solche Vermutung liegt z. B. nahe für die Vaucherien. Da außer ihnen kaum eine Siphonee Zoosporen besitzt, muß man vielleicht annehmen, daß die Schwärmer der Vaucherien Bildungen sui generis seien.

Die letzterwähnten Befunde erfordern noch den Hinweis auf die bekannte Tatsache, daß die Verteilung der Zoosporen und der entsprechenden Fortpflanzungsorgane in den verschiedenen Gruppen eine sehr verschiedene ist. Während sie den Volvocinen, Protococcoideen, Ulotrichaceen und allem, was mit diesen Familien zusammenhängt, zukommen, fehlen sie den meisten Siphoneen, um plötzlich bei den Vaucherien, dem mutmaßlichen Endgliede der Reihe, wieder aufzutauchen, umgekehrt fehlen sie den Fucaceen, während sie allen Phaeosporeen zukommen. Unter den Rotalgen fehlen Tetra- resp. Monosporen nur vereinzelten Gattungen.

Heute die Gründe für das Fehlen in einem, für das Vorhandensein im anderen Falle anzugeben, ist kaum möglich, weiß man doch nicht einmal im gegebenen Fall, ob die Vorfahren im Besitz von Zoosporen waren oder nicht. Man wird z. B. a priori geneigt sein, für die Fucaceen anzunehmen, daß ihnen die Zoosporen abhanden gekommen seien. Wer aber garantiert dafür, daß die unilokulären Sporangien primär sind? Können sie nicht relativ spät sekundär entstanden sein? Ich glaube das letztere eigentlich selber nicht; nur wollte ich an diesem Beispiel zeigen, wie unsicher wir noch in allen diesen Fragen sind, und wie erwünscht es wäre, auch ihnen mehr Aufmerksamkeit zuzuwenden, als das bislang geschehen ist.

Sind die männlichen und weiblichen Organe überall unter einander homolog und ebenfalls gleichwertig mit den Isogameten der niederen Klassen, dann gilt das auch von den Produkten der Verschmelzung, und es liegt eigentlich kein Grund vor, die Zygoten als die Resultante eines »niederen«, die Oosporen als die eines »höheren« Sexualaktes besonders zu bezeichnen.

Aus diesem Grunde habe ich im ersten Bande das Wort Zygote ganz allgemein auf das aus der Vereinigung zweier Sexualzellen resultierende Produkt angewendet, gleichgültig, ob letztere gleich oder ungleich waren. Soweit mir bekannt, hat zuerst Bower diesen Schritt getan.

Literatur.

Bower, F. O., On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Ann. of bot. 1889/91. **4.** p. 350.

Celakovsky, L. J., Über den Ursprung der Sexualität bei den Pflanzen. Ungar. Ref. Botan. Zentralbl. 1904. **95.** p. 37.

Goebel, K., Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenk's Handbuch. Bd. **3** [1].

—— Über Homologien in der Entwickelung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora. 1902. **90.** p. 279.

III. Die Algenzelle.

1. Die Zellwand.

In keiner Abteilung des Pflanzenreiches ist, glaube ich, die Ausgestaltung der Zellwandung so mannigfaltig wie bei den Algen. Speziell in denjenigen Gruppen unter ihnen, in welchen der Protoplast auf den Ausbau zahlreicher Kammern, d. h. auf die Herstellung differenter Gewebekomplexe verzichtet und nur in Einzelzellen lebt, gestaltet er die Wandung seines Hauses so verschiedenartig, aber auch so charakteristisch, daß dieselbe in gewissen Fällen sogar als Merkmal für die Familien dienen kann. Ich brauche nur an die zweischaligen, bunt geformten Diatomeen und Desmidiaceen, an Conferven, Dicranochaete und vieles andere zu erinnern, um der Aufgabe überhoben zu sein, das alles noch einmal hier zu besprechen.

Schichtung und Streifung.

Im Gegensatz zu jenen »Zweischalern« bestehen, wie wir wissen, die Wände der meisten Protococcales, der Zygnemeen, Ulotrichaceen, Chaetophoreen, Siphoneen usw. aus einem Stück, und bei diesen Formen liegt die Sache auch insofern relativ einfach, als man bei ihnen nur zwei resp. drei Wandungsschichten bislang hat unterscheiden können, nämlich eine Cuticula oder ein dieser ähnliches Gebilde, innerhalb derselben die Hauptmasse der Wand und außerhalb derselben ev. Schleim.

Doch in anderen Familien wird die Sache schon bunter. Bei zahlreichen Siphonocladiales bemerkten die Autoren mehr oder weniger dichte Schichtungen, die, wie Cladophora (**1**, 261) zeigt, schon recht kompliziert sein können. Die Schichtungen werden durch zahlreiche Lamellen gebildet, deren jede doppelbrechend ist und wieder aus einer dichten und einer weichen Lage besteht (Correns). Durch Lösung oder Quellung der weichen Lagen kann eine Trennung der Lamellen herbeigeführt werden. Mit dieser Schichtung kombinieren sich weiter Streifungen, welche sichtbar werden, wenn man die Membranen von der Fläche beschaut. Famintzin erwähnte sie u. a. für Valonia, Murray und Boodle für Struvea, und Correns studierte sie genauer an verschiedenen Siphonocladiales (Cladophora, Chaetomorpha usw.). In den meisten Fällen erkennt man zwei Streifensysteme, die zu einander ungefähr senkrecht stehen. Die Neigung derselben zur Zellachse ist freilich bei verschiedenen Arten recht verschieden; in einigen Fällen ist sie 0° resp. 90°, d. h. es liegt eine einfache Längs- resp. Querstreifung vor, in anderen Fällen sind die Streifensysteme unter verschiedenen Winkeln gegen die Zellachse geneigt; sie verlaufen schräg. Seltener finden sich nach Correns drei Streifensysteme (z. B. bei Chamaedoris): eins längs, eins quer, eins unter 45° geneigt.

Diese Streifungen beruhen nun nicht, wie Correns wohl einwandfrei zeigte, auf den sonst vorkommenden Dichtigkeitsdifferenzen, sondern auf

Faltungen der einzelnen Lamellen, welche die Wand aufbauen — sagen wir kurz: Wellblechartige Schichten wurden so über einander gelegt, daß die Wellen sich unter einem rechten Winkel kreuzen. Daraus ergibt sich, daß jede Lamelle nur Streifen einer Art aufweisen kann. CORRENS hebt dann weiter hervor, daß die gewellten Schichten nicht aus vollkommen gleichartigem Material aufgebaut werden, sondern daß durch Behandlung mit Reagenzien (Chlorzinkjod usw.) in ihnen Streifen sichtbar zu machen sind, die den Wellungen ungefähr parallel laufen. Solche treten auch bei Nitellen besonders gut in die Erscheinung. Die Streifen kommen zu stande dadurch, daß die Dichtigkeit oder gar die chemische Beschaffenheit der Membransubstanz in diesen Lamellen strichweise wechselt.

Doch nicht alle Zeichnung beruht auf Fältelung der Lamellen. Die Zellwand der Trentepohlien ist aus zahlreichen trichterförmigen Stücken aufgebaut und den Säumen der Trichter sind dann mehr oder weniger fest unter einander verbundene Leistchen aufgesetzt. Auf Leistenbildung beruht auch die Zeichnung der Closterium-Membranen (1, 75), auf Kammerung in der Regel diejenige der Diatomeen usw., das wurde schon in Bd. I geschildert.

Mittellamelle

Das Gesagte gilt für Algen, die ihre Zellen höchstens zu monosiphonen Fäden vereinigen. Wo zahlreiche Elemente einen Gewebeverband eingehen, hat natürlich nur die äußerste epidermoide Lage eine mit der Cuticula höherer Pflanzen vergleichbare Lamelle, im Innern der Zellkomplexe tritt an deren Stelle die Mittellamelle, und wir haben besonders bei braunen und roten Algen hinreichend Gelegenheit gehabt, zu schildern, wie die Mittellamelle bald nur in Form einer dünnen Kittmasse, bald aber in Gestalt riesiger Gallertlagen in die Erscheinung tritt.

Die inneren Wandteile können konzentrische Schichtungen zeigen, und solche treten besonders an den der Festigung dienenden Hyphen hervor. Streifungen wie bei Cladophora u. a. scheinen mir selten und auch meist undeutlich entwickelt zu sein. Dagegen taucht hier eine andere Frage auf, die natürlich auch für monosiphone Fadenalgen gestellt werden muß, nämlich die, ob die einzelnen Elemente wie bei den höheren Pflanzen durch Plasmafäden, welche die Membranen durchsetzen, mit einander verkettet sind.

Plasmaverbindungen

Die Sache ist vielfach, besonders von ARCHER, DAVIS, FALKENBERG, GARDINER, GIBSON, HICK, HENCKEL, J. KLEIN, KIENITZ-GERLOFF, KOHL, MASSEE, ARTHUR MEYER, MOORE und STRASBURGER diskutiert worden. Am übersichtlichsten dürfte FALKENBERG die Dinge für die Florideen dargestellt haben, und was er für diese sagt, gilt auch in der Hauptsache für die übrigen Algengruppen.

Danach muß man, was wohl nicht immer geschehen ist, unterscheiden zwischen zarten Plasmafäden, welche in Mehrzahl die Schließhäute von normalen Tüpfeln durchsetzen, und relativ breiten Strängen, welche im Gefolge von Zellfusionierungen entstehen.

Im letzten Falle handelt es sich um Erscheinungen, welche den Schnallenbildungen der Pilze bis zum gewissen Grade ähnlich sind: benachbarte Zellen lösen ihre gemeinsame Wand auf und lassen die Plasmamassen zusammenfließen. Das ist z. B. bekannt für die Thalluszellen der Melobesien (ROSANOFF), und in dieselbe Gruppe von Erscheinungen gehören auch die mannigfachen Fusionierungen, welche Zellen des Sporophyten der Florideen unter sich, wie auch mit dem Gametophyten eingehen (1, 688ff.).

Fusionierungen der erwähnten Art können an beliebigen Stellen der Zellwand Platz greifen, und es ist nicht ausgeschlossen, daß die Schließhäute von Tüpfeln fast ganz aufgelöst werden, um relativ derben

Plasmasträngen Platz zu machen. Gerade die letztgenannten Erscheinungen sind aber an den Tüpfeln offenbar recht selten, jedenfalls nicht so häufig wie Hick, Davis u. a. annahmen.

Arthur Meyer, Falkenberg u. a. m. betonen ausdrücklich, daß bei grünen, braunen und roten Algen gewöhnlich reiche Plasmamassen in die Tüpfelkanäle beiderseits bis zur Schließhaut vordringen, und daß letztere dann ganz feine Poren führen, welche mit Plasma gefüllt sind. Direkt beobachtet hat Arthur Meyer das an Volvox (**1,** 156), und ebenso steht außer allem Zweifel, daß die Querwände der Siebzellen von Macrocystis (**1,** Fig. 278, S. 453, Nereocystis u. a. offene plasmaerfüllte Poren besitzen. Natürlich ist im letzteren Falle die ganze Querwand als »Schließhaut« aufzufassen. Ich stelle diese beiden Angaben voran, weil sie nirgends bestritten sind, bezweifle aber auch nicht die Angaben von Kohl über Phycopeltis, von Wille über die Siebzellen bei all den vielen Laminariaceen, Fucaceen, Florideen usw., ebenso auch nicht die von Henckel über Cystoclonium usw.

Sollten aber auch (was schon möglich ist) in manchem der letzterwähnten Fälle die Plasmafäden nicht mit absoluter Sicherheit gesehen sein, so muß man doch mit Falkenberg auf ihr Vorhandensein indirekt schließen. Die Schließhäute, resp. die ganzen in Frage kommenden Querwände, sind nämlich häufig (oder immer?) von anderer Zusammensetzung als die übrigen Teile der Zellwand: letztere sind ja stets quellbar, wie zur Genüge bekannt, erstere sind es kaum oder garnicht. Darüber sind Angaben in der Literatur häufig, und die meisten Forscher, welche mit Algen gearbeitet haben, werden wissen, daß die Schließhäute sich mit mancherlei Farbstoffen unschwer sichtbar machen lassen. Dies alles hat seinen Grund darin, daß jene Häute cuticularisiert oder doch aus einer der Cuticula nicht sehr unähnlichen Substanz aufgebaut sind. Denn J. Klein wies wohl zuerst darauf hin, daß bei gewissen Rhodomeleen sich jene Membranstellen mit Jod und Schwefelsäure nicht blau, sondern nur gelbbraun färben, ohne sich wesentlich zu verändern, und Falkenberg konstatierte für Polysiphonia-Schließhäute Unlöslichkeit in Chromsäure.

Bestehen nach allem die Schließhäute aus minder durchlässiger Substanz, so sind, das schließt Falkenberg wohl richtig, Poren erforderlich, um den Stoffaustausch zu erleichtern. Die größere Festigkeit aber, welche den durchbohrten Teilen zweifellos vermöge ihrer Konstitution zukommt, hindert auch wieder eine Verengerung oder Verstopfung der Poren durch Druck irgendwelcher Art.

Mancher wird finden, das sei etwas zu weit gegangen, ich glaube aber noch auf etwas anderes hinweisen zu sollen: In nicht wenigen Arbeiten kehrt die Angabe wieder, daß die Schließhäute an ihren Rändern verdickt sind, und die so entstehenden Ringe sind oft unschwer nachweisbar. Das Ganze gleicht also einer durch einen Reif gespannten Lamelle. Das wird nichts Zufälliges sein.

Die perforierten Schließmembranen der Rhodomelaceen entstehen nach Falkenberg immer bei der Neubildung einer Zellwand und immer senkrecht zur Verbindungslinie zweier Schwesterkerne. Danach kann auch hier die Annahme gemacht werden, daß die bei der Mitose auftretenden Fasern zu den in Rede stehenden nahe Beziehungen aufweisen. Das gilt aber zweifellos nicht überall; wir erwähnten auf **1,** 453, daß in den sog. Siebplatten von Macrocystis die Poren sekundär gebildet werden.

Schon bei den Zygnemeen, manchen Protococcaceen und ähnlichen Algen, deren Zellen recht lose mit einander verbunden sind, dürften eigentliche Plasmaverbindungen kaum vorkommen; sie fehlen ganz selbst-

verständlich bei einzelligen Formen, aber sie werden bei diesen ersetzt durch Poren und Porenapparate der verschiedensten Art; dieserhalb erinnere ich an das, was bei den Dinoflagellaten, bei Diatomeen, Desmidiaceen usw. im I. Bande dieses Buches gesagt wurde.

Gallerte

Jene Poren sind aber wieder, das wissen wir bereits speziell bei Desmidiaceen und Diatomeen, die Bildungsstätten für Schleimhüllen und Schleimfüße (**1,** 77). Doch scheint es mir nicht überflüssig, hier nochmals scharf zu betonen, daß zur Schleim- oder Gallertbildung Poren nicht unerläßlich sind. Trotz des Fehlens derselben bilden Ulotrichaceen, Chaetophoraceen, Coleochaeten, Oedogonien, ferner die Zygnemeen, viele Protococcaceen, braune wie grüne Flagellaten und endlich fast alle Glieder der Volvox-Reihe Gallertmassen aus. Scheinbar strukturlos in vielen Fällen, zeigen diese Stäbchenanordnung bei den Zygnemeen, Ulothrix, manchen Chaetophoreen, Dictyosphaerium (**1,** 189) usw., Schalenform dagegen bei Schizochlamys (**1,** 184), Coelastrum (**1,** 188) usw.

Bei der Phaeophycee Compsonema findet Kuckuck zahlreiche Gallerttrichter, welche, in einander geschachtelt, die Fäden umgeben; und so gehen die Berichte, fast ins Ungemessene variierend, weiter. Der Leser wird mir um so mehr erlassen, alles hier im Detail wiederzugeben, als ja schon im I. Bande viel davon erzählt wurde. Zudem ist das Wichtigste leicht bei Klebs und Schröder, auch bei Lütkemüller und Senn nachzulesen. Ich bemerke nur, daß die Gallerthüllen usw. am lebenden Objekt am besten mit einer Tusche-Lösung oder -Emulsion sichtbar zu machen sind, und daß deren Strukturen nach Färbung mit Safranin, Fuchsin usw. oder nach Einlagerung von Niederschlägen (**1,** 58) erkannt werden können. Vorsicht ist freilich geboten, weil Quellungen oder Schrumpfungen der Gallertmassen durch Reagenzien nicht ganz leicht zu vermeiden sind.

Wie der Schleim bei denjenigen Algen entsteht, bei welchen Poren nicht nachweisbar sind, ist leider sehr wenig klar. Man wird zunächst geneigt sein, anzunehmen, daß die äußersten Membranschichten einfach »verquellen«, allein Klebs hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Sache wohl nicht immer so einfach sei, man müsse auch hier an eine Ausscheidung durch die Membranen denken. Erwiesen freilich ist bislang in dieser Richtung kaum etwas.

Die Gallerthüllen können, das zeigte besonders Klebs, unter gewissen Umständen abgeworfen und auch erneuert werden. Was man darüber bei Conjugaten weiß, ist in **1,** 59 und **1,** 77 gesagt. Die übrigen Gruppen sind kaum untersucht.

Das, was wir Schleim und Gallerte nannten, ist offenbar ein Sammelbegriff: die Sachen sind chemisch nicht immer gleich, und auch ökologisch funktionieren sie verschieden. Die Substanzen können, wie besonders Schröder auseinandersetzt und wie auch schon bei Besprechung der Diatomeen (**1,** 113) erwähnt wurde, verschiedene Dienste tun. Gallerte besorgt die Festheftung am Substrat und verkettet die Zellen unter einander nicht bloß durch Bildung der Bänder bei den Diatomeen (**1,** 114) durch Herstellung von Schalen, Kappen usw. bei Dictyosphaerium, Coelastrum, von Schläuchen bei gewissen Diatomeen, sondern auch durch weniger scharf umschriebene Massen bei manchen Protococcaceen, Flagellaten usw. Die erwähnten Beispiele könnten noch durch zahlreiche andere aus beliebigen Algenfamilien vermehrt werden. Das scheint indes unnötig, dagegen darf wohl noch betont werden, daß die Gallertmassen nicht bloß Zellen und Fäden beliebig verketten, sondern sie auch häufig in bestimmter Lage festhalten. Ich erwähnte schon früher einmal, daß die

radial ausstrahlenden Fäden in den Polstern der Chaetophoreen, Coleochaeten und analog gebauten Phaeosporeen eben durch die Gallerte in ihrer Lage (annähernd parallel zu den einfallenden Strahlen) festgehalten werden. Ähnliche Erwägungen lassen sich z. B. auch auf die verzweigten Thallome von Florideen ausdehnen, besonders auf solche wie Furcellaria (**1**, 544) und Nemalion (**1**, 540) die dem »Springbrunnentypus« angehören. Die Gallerte ist es, welche die radiären Rindenfäden gleichsam in einer fixen Lichtlage festhält. Bei Furcellaria ist sie so konsistent, daß eine Verschiebung der Elemente gegen einander kaum möglich ist, bei Nemalion dagegen bedingt die weiche Beschaffenheit des Schleimes nicht bloß die Beweglichkeit des ganzen Sprosses, indem sie eine gewisse Lagenveränderung der Fäden gegen einander ermöglicht, sondern der Schleim führt diese auch bei Ruhelage des Ganzen in die normale Stellung zurück.

Was hier soeben für Furcellaria und Nemalion gesagt wurde, kann natürlich auch auf Ectocarpaceen wie Castagnea usw. angewandt werden und gilt mit geringen Änderungen wohl für Laminariaceen, Fucaceen und viele andere.

Stahl und Hunger schließen aus einigen Versuchen, daß die Gallerte, sobald sie einige Konsistenz hat, so z. B. bei Chaetophora-Polstern, bei Nitellen usw. einen Schutz gegen Tierfraß (Schnecken) abgebe, die nicht imstande seien, gleichsam Gummi zu kauen, und ferner vermuten sie, daß die Schleimmassen (ich erinnere an Draparnaldia, Batrachospermum usw.) die zarten Fäden vor mechanischer Verletzung schützen, falls sie im strömenden Wasser mit dem Substrat in unsanfte Berührung kommen. Ich meine, das müßte noch weiter geprüft werden.

Ziemlich sicher scheint mir, daß die Algen, welche nicht im Wasser, sondern nur auf feuchtem Substrat leben, in dem häufig massenhaft vorhandenen Schleim einen Schutz vor Austrocknung finden; er hält das Wasser relativ lange fest und saugt es rapide auf, wenn nach vorübergehendem Wassermangel erneute Benetzung eintritt. Das Verhalten des allbekannten Nostoc wiederholt sich z. B. an den erd- und felsbewohnenden Conjugaten.

Das würde eine Regelung der Wasser- resp. Stoffzufuhr bedeuten, und Goebel deutet an, daß solche Funktion wohl auch dem Schleim an untergetauchten Wasserpflanzen zukommen möchte, der nicht alle Substanzen gleichmäßig durchlasse, was weiter zu prüfen wäre.

Schließlich sei noch daran erinnert, daß der Schleim bei Desmidiaceen (**1**, 77) ein Hilfsmittel für die Bewegung darstellt.

usammen-etzung. Die chemische Zusammensetzung der Zellwände ist in vielen Fällen dieselbe wie bei den höheren Pflanzen; wir konnten ja bei den verschiedensten Familien berichten, daß sich die Hauptmasse der Wand mit Jod und Schwefelsäure resp. mit Chlorzinkjod bläut, während eine äußere Lamelle sich mit den gleichen Reagenzien braun färbt. Letztere wird man getrost Cuticula nennen können, wenn auch ihre Zusammensetzung vielleicht nicht immer genau mit dem übereinstimmt, was bei anderen Gruppen bekannt ist. Vermißt werden cuticulaähnliche Schichten auch nicht auf der Oberfläche der großen vielzelligen Tange, dagegen sind sie nicht immer nachweisbar bei den Algen, deren äußerste Membranlamellen unter Abblättern abgestoßen werden (**1**, 248), und das ist ja auch verständlich.

Alle Algen, deren Wände Zellulosereaktion geben, hier aufzuzählen, ist natürlich überflüssig, weil es eben die Mehrzahl der grünen, braunen und roten ist. Hier weise ich nur darauf hin, daß bei manchen die in Rede stehende Reaktion ausbleibt, so z. B. bei den Valoniaceen nach

Famintzin und bei Caulerpa nach Correns. Für letztere Algen haben wir schon auf 1, 315 die Dinge besprochen und gezeigt, daß doch wohl eine der Zellulose ähnliche Masse vorliegt.

Für Conferva und Ophiocytium weist Bohlin wieder Ausbleiben der üblichen Zellulosereaktionen nach. Der Autor zeigt aber weiter, daß in diesem Fall saure Pektinverbindungen vorliegen.

Wenn nun auch die Quellen in der Literatur noch etwas spärlich fließen, so bin ich doch überzeugt, daß diese Körper bei den Algen recht verbreitet sind. Sauvageau gibt Pektinsubstanzen in der Membran von Myrionema und von Ectocarpus fulvescens an; sie treten hier mit der Zellulose gemengt auf. In reinerer Form begegnen uns Pektine oder pektinähnliche Substanzen in den Schleim- resp. Gallertmassen, welche die Gewebe so vieler Laminariaceen, Fucaceen, Florideen usw. auszeichnen. Wille resp. sein Mitarbeiter Krefting hat neuerdings aus dem Schleim der Laminarien eine »Tangsäure« dargestellt, welche in den Tangen selber an Kalzium gebunden ist. Die Tangsäure steht der Pektinsäure wahrscheinlich sehr nahe und ist wohl identisch mit der Laminarsäure, die Schmiedeberg bereits 1885 darstellte. Wir hätten also im wesentlichen wie in den Mittellamellen der Phanerogamen ein Kalziumpektinat vor uns.

Die Tangsäure kann leicht in Zucker übergeführt werden; diese Eigenschaft teilt sie mit den Schleimen von Fucus, Florideen usw. (vgl. Stanford, Haedicke, Bauer, Günther und Tollens, Muther usw.). So darf man annehmen, daß überall wenigstens ähnliche Stoffe vorliegen. Sie harren freilich noch genauerer mikro- und makrochemischer Untersuchung, um so mehr, als man kaum annehmen darf, daß jene Pektine allein die fraglichen Schleimmassen bilden; van Wisselingh fand nämlich, daß bei Fucus die Interzellularsubstanz durch Jod und 1%ige Schwefelsäure gebläut wird. Er nennt den so nachweisbaren Körper, der sich mit stärkerer H_2SO_4 wieder entfärbt, Fucin. Leider existiert von ihm wenig mehr als jener Name. Vielleicht beruht auf Anwesenheit einer ähnlichen Masse die Blaufärbung von Bestandteilen der Zellwand, welche Henckell bei Cystoclonium und Kolkwitz bei Laurencia mit Jod direkt erhielten.

Wir kommen nun zu den Einlagerungen weiterer Substanzen in die Membranen. *Inkrustation.*

Über die Siliziumeinschlüsse der Diatomeen wurde schon berichtet; hier kann noch hinzugefügt werden, daß vielleicht auch (nach Golenkin) die Wände von Pteromonas alata Kieselsäure oder ähnliches einlagern; andere Angaben in dieser Richtung sind mir nicht bekannt.

Eiseneinlagerungen sind lange (vgl. Hanstein) bekannt in der Akinetenmembran der Conferven (1, 24), und ebenso erwähnten wir schon die »Eisenstäbchen« usw. bei Penium u. a. (1, 75). Geringe Eisenmengen fand Molisch bei einigen Florideen, Cladophoren usw.

Am häufigsten aber erfolgt eine Inkrustation der Membranen durch Kalk. Davon haben wir schon in den Abschnitten über die Siphoneen, die Florideen, die Characeen, wie bei der Besprechung der Desmidiacee Oocardium berichtet und erinnern hier noch daran, daß Padina Pavonia, Vaucherien (Woronin), auch Chaetophora-Arten oft reichliche Mengen von Kalk führen, wie das für letztere Gattung neuerdings Tilden geschildert hat.

Aus Band I ist der Leser auch darüber orientiert, daß fast jede Spezies der Siphonales und Siphonocladiales ihre spezifisch gebauten Kalkkrusten hat; ebenso kommen auch bei Florideen besondere Bildungen vor; ich erinnere nur an die Kalkprismen in den Konzeptakeln der Corallineen (1, 655) usw.

Natürlich sind bei gewissen Siphoneen einheitliche, kaum strukturierte Kalküberzüge über die ganze Pflanze nicht ausgeschlossen, und solche sind auch wohl immer gegeben bei den Characeen usw.

Wechseln so die Inkrustationen von Art zu Art, so können sie auch an Individuen derselben Spezies variieren. Berthold hat darauf hingewiesen, daß stark beschattete Corallineen eine dünne, gut belichtete eine dicke Kalkhülle haben. Ein gewisses Quantum Kalk wird aber von jenen Algen stets gebildet. Acetabularia freilich kann bei Wachstum im Schatten so gut wie völlig kalkfrei bleiben.

Nicht ausgeschlossen ist auch eine Entkalkung von Geweben, welche in gewissen Stufen erhebliche Einlagerungen aufweisen. So gibt Graf Solms (1, 656) an, daß die Konzeptakelwände der Corallineen zunächst reichlich Kalk führen, diesen aber später an ihrer Innenseite auflösen. Ohne einen solchen Prozeß ist auch die Entstehung von Seitenorganen usw. in gewissen Fällen kaum denkbar.

Wir haben bislang einfach von Kalkeinlagerung gesprochen; darunter wird gewöhnlich $CaCO_3$ in Form des Kalkspates verstanden. Allein Meigen hat neuerdings gezeigt, daß die Dinge nicht so einfach liegen. Er wies nach, daß man mit Hilfe von Kobaltnitratlösung sehr leicht den Arragonit vom Kalkspat unterscheiden kann und demonstrierte nun Arragonit bei Halimeda, Acetabularia, Cymopolia und Galaxaura, Kalkspat bei Lithophyllum, Lithothamnion und Corallina.

Die beiden Kalkverbindungen aber liegen wohl niemals ganz rein vor; die Lithothamnien z. B. beherbergen neben Kalkspat mehr oder weniger Magnesiumkarbonat. Koll. Meigen machte mich auf die Angaben von Högbom aufmerksam, nach welchen eine Lithothamnion-Art von Bermudas 82,4% $CaCO_3$ und 12,4% $MgCO_3$, eine andere von Java 72,0% $CaCO_3$ und 3,8% $MgCO_3$ enthielt. Walter macht ähnliche Angaben. Ob die Dinge sonst noch untersucht sind, weiß ich nicht. Vielleicht wäre in dieser Richtung noch manches Neue zu finden. Ich schließe das aus Leitgeb's und Kohl's Befunden an Acetabularia. Der erstgenannte Autor wies nach, daß die Inkrustation dieser Alge nicht allein durch $CaCO_3$, sondern auch durch Kalziumoxalat bedingt wird, und zwar ergibt sich als Regel, daß das Karbonat als äußerst feinkörnige Masse, das Oxalat in Form von Mikrokristallen auftritt. Das Oxalat nimmt die inneren, das Karbonat mehr die äußeren Regionen der Zellwand ein. Das Karbonat findet sich reichlicher am Stiel, das Oxalat bevorzugt den Schirm und kann in diesem gelegentlich besonders bei jungen Pflänzchen fast allein auftreten. Auch im einzelnen ergeben sich Differenzen, die Leitgeb schildert.

Die Kalkmassen werden ganz vorzugsweise in die verschleimten Teile der Membran eingelagert. Darauf macht besonders Church für Neomeris aufmerksam, und Graf Solms zeigt, wie bei Bornetella (1, 278) bestimmte Regionen der Wand durch Quellen die Aufnahme des Kalkes vorbereiten. Auch andere Siphonales und Siphonocladiales würden genug der Beispiele bieten, nicht minder zeigt Oocardium analoges.

Bei den Florideen ist die Sache ganz ähnlich; dort wo der Schleim nicht so massenhaft auftritt, ist es dann die relativ dünne Mittellamelle, die zuerst verkalkt.

Ob bei den Characeen auch eine Schleimhülle den Kalk aufnimmt, ist mir nicht ganz klar, es scheint fast, als ob er in diesen und ähnlichen Fällen ziemlich »formlos« auf der Oberfläche abgelagert werde.

Ganz allgemein darf man aber betonen, daß die Kalkinkrustationen

nicht in den Gallertschichten Halt zu machen brauchen; sie dringen, wie Leitgeb z. B. für Acetabularia nachweist, auch zu den Celluloselagen vor und durchsetzen diese mehr oder weniger weit. Dasselbe gilt für die Corallineen, doch ist hervorzuheben, daß wohl überall, solange die Zelle lebendig ist, eine unverkalkte Membranschicht, mag sie auch noch so dünn sein, übrig bleibt, welche die Kalkmassen vom Plasma trennt.

Wir haben bislang nur die Algen berücksichtigt, welche den Kalk und seine Beimengungen in einigermaßen gesetz- oder regelmäßiger Weise ablagern. Es gibt aber auch andere, welche das in sehr unregelmäßiger Form tun, derart, daß meistens ein ungeformtes oder höchst unregelmäßiges Gemenge von Kalk und Algen entsteht, welches zuweilen fest, häufig aber so weich ist, daß man es mit den Fingern zerreiben kann. Vielfach handelt es sich um Cyanophyceen, und garnicht selten beherbergen die entstehenden Kalkmassen nicht eine, sondern mehrere Arten aus der letzterwähnten Gruppe, zu welchen sich dann noch Grünalgen hinzugesellen können. Das Ganze hat mehr den Charakter des Zufälligen; deshalb seien die Dinge hier nur kurz erwähnt, Kirchner und Schröter, Forel, Murray, Penhallow, Lapparent, Powell u. a. berichten über diese Dinge.

Entstehung und Wachstum der Algenmembran hier kurz zu besprechen, scheint mir erforderlich zu sein, weil die Algen im Kampf um die Apposition und die Intussuszeption eine nicht unwichtige Rolle gespielt haben. *Membranwachstum.*

Zunächst wäre zu betonen, daß sich die Vorgänge schon äußerlich ganz verschieden präsentieren.

Für die Peridineen hat Schütt extramembranöses Plasma (**1**, 43) demonstriert und damit wahrscheinlich gemacht, daß die lebende Materie außen wie innen neue Membranteile anbaut und so die berühmten Skulpturen herstellt. Da bei den Diatomeen (**1**, 118) die neuen Schalen noch in der Mutterzelle entstehen, ist auch hier Mitwirkung des Plasmas auf beiden Seiten der jüngeren Panzerhälfte nicht ausgeschlossen, und dasselbe gilt vielleicht für die Desmidiaceen (**1**, 80), bei welchen die jungen Membranhälften ihre Ausbildung erst innerhalb einer provisorischen »Blase« erfahren.

An solche Fälle reihen sich dann die Zygoten der Conjugaten und die Auxosporen der Diatomeen. Speziell für Spirotaenia hat ja Berthold gezeigt, daß um die Zygoten herum noch eine Periplasmamasse übrig bleibt (**1**, 55), welche auf die ursprünglich glatte Zygotenmembran sukzessive die zu Waben vereinigten Leisten aufsetzt, die wir in **1**, 55 wiedergaben.

Hier überall ist ein Intussuszeptionswachstum nicht erweislich.

Mehr Angriffspunkte bieten aber andere Algen, bei welchen extramembranöses Plasma mit dem besten Willen nicht zu finden ist. Es handelt sich da zunächst um die nicht zelluläre Siphonales und um zahlreiche andere Algen, welche ihre Zellen zu Fäden verketten.

An solchen Formen kann sich in den einzelnen Zellen oder Schläuchen ein einfaches Dickenwachstum der Membran ohne Vergrößerung des Zellvolumens abspielen, und Schmitz, Strasburger, Klebs u. a. zeigen, daß es sich hier überall um eine Anlagerung, gleichsam ein Ankleben neuer Lamellen an die alten handelt; dies ergibt sich aus dem Umstande, daß ev. Fremdkörper mit »überkleistert« werden, z. B. Plasmateile, Oxalatkristalle usw. Besonders augenfällig ist auch die Einschließung der »Längsbalken« von Caulerpa (**1**, 314, Fig. 193).

Doch diese Fragen sind minder akut als die andere: Wie verhält sich die Wand beim Spitzenwachstum von Zellen resp. Schläuchen, was tut sie bei interkalaren Verlängerungen?

Die erste Frage dürfte durch Fig. 489, *1* beantwortet werden. Schmitz zeigte und Strasburger bestätigte, daß bei der Floridee Bornetia die älteren Membranschichten jeweils gesprengt werden, während die jungen sich in die Lücken einschieben; es sieht aus, als ob die jungen Lamellen unter Druck durch die älteren hindurchgeschoben würden. Der Prozeß wiederholt sich ins Endlose, und so schiebt sich die Spitze der Zelle immer weiter vor. Da die neuen Schichten innen unter einem relativ konstanten Winkel mit den alten verbunden werden, entstehen vor einander gesetzte Trichterstücke, und wenn diese alle eine annähernd konstante Wanddicke haben, braucht es nicht zu einer Verdickung der Wand zu kommen.

Fig. 489 n. Strasburger u. Berthold. *1* Scheitel der *Bornetia secundiflora*. *2* Gliederzellen des Achsenfadens von *Callithamnion thujoides*. *3* dies. von *Antithamnion cruciatum*. *a* alte, *i* jüngere Membranschichten.

Wir hätten die Historie von der Bornetia nicht so weit ausgesponnen, wenn nicht zahlreiche andere Algen dem Beispiel folgten. Noll hat durch geschickte Hervorrufung von Niederschlägen (Berliner Blau) in den Membranen von Caulerpa, Bryopsis usw. die zu einem gewissen Zeitpunkt vorhandenen Wandmassen gefärbt und dann beobachtet, wie die alten Lamellen von den jüngeren gesprengt und »durchwachsen« werden.

Klebs kommt auf etwas anderem Wege für Vaucheria zu demselben Resultat, und Zacharias demonstrierte Scheitelsprengungen an den Wurzelhaaren von Chara.

Im letzten Falle waren die Objekte vielleicht nicht ganz normal, es war offenbar eine zeitweilige Wachstumshemmung erfolgt, und Reinhardt schließt aus diesen, wie aus anderen Gründen, daß alle jene Sprengungen der Scheitelschichten ungewöhnliche Erscheinungen seien, die an den fraglichen Gewächsen durchaus nicht immer vorkommen müssen. Ich glaube, er geht damit zu weit. Die Bornetia z. B. wurde doch am normalen Standort mehrfach untersucht, immer mit demselben Erfolg.

Solche Sprengungen älterer Membranen sind aber durchaus nicht auf die Spitzen beschränkt, sie kehren auch in den Zellen wieder, welche sich in der Kontinuität der Fäden befinden. Berthold zeichnet hübsch (Fig. 489, *2*, *3*), wie bei Callithamnion sich neue Schichten an die alten anlegen und wie dann die letzteren gedehnt oder gar gesprengt werden.

Dabei rücken die neuen Lamellen event. bis an die Oberfläche vor. Ähnliches gibt Schmitz für Cladophora, Klebs für Zygnema an, und es ist gelegentlich nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß derartiges erfolgen muß. Die Fäden dicker Cladophoren, Chaetomorphen usw. sind häufig mit Cocconëis und ähnlichen Diatomeen besetzt, doch setzt die Diatomeendecke in der Mitte der Einzelzellen häufig aus — wohl nur deswegen, weil die jüngeren Membranteile noch nicht von Diatomeen okkupiert wurden.

Zeigt sich schon daran, daß die älteren Wandschichten minder wachstumsfähig sind, so kommt das auch noch in dem Abblättern älterer Partien zum Ausdruck, das für Cladophoren, Valonien, Chroolepideen usw. mehrfach angegeben wird. Nichts wesentlich anderes ist es aber auch, wenn bei Oedogonium und Bulbochaete die alten Membranen mit dem bekannten Ring aufreißen, oder wenn bei Oedocladium die Äste durch einen besonderen Riß hervortreten, oder wenn bei Dictyosphaerium, Schizochlamys usw. die Schalen abgesprengt werden — überall »rechnet« die Natur mit mangelnder Wachstumsfähigkeit der älteren Teile, und das prägt auch den Conferven, Diatomeen usw. wesentlich mit den Stempel auf.

Aus Berthölds Beobachtungen an Callithamnion (S. 82), aus den Angaben von Schmitz und Dippel bezüglich Cladophora ergibt sich: daß, wenn nicht überall, so doch häufig die jungen Membranlamellen jeweils einheitlich um die jung gebildeten Zellen herumlaufen. Dieses ist nach Dippel auch der Fall bei den Ulothrix-Arten und besonders evident tritt das bei den Palmellen der Chlamydomonaden (1, 144) und den Gallertkolonien der Mesotaenien (1, 53) in die Erscheinung; aber in all den letzterwähnten Fällen wird die Sprengung der älteren Membranpartien sehr weit hinausgeschoben, und Correns weist besonders darauf hin, daß in solchen Fällen genau entgegengesetzt zu Cladophora und Callithamnion ein mehr oder weniger lang andauerndes Wachstum der älteren Membranen erfolgen müsse, obwohl diese vom Plasma der Tochterzellen weit entfernt und mit jenen ohne nachweisbaren Konnex sind.

Dasselbe gilt wohl in noch höherem Maße für die Gallertmassen, welche die Wandung der ganzen Apiocystiskolonie (1, 166) ausmachen. Sie stehen mit den grünen Zellen in keinerlei nachweisbarem Konnex, und eine Sprengung erfolgt erst sehr spät.

Nach dem Gesagten scheint mir kein Zweifel darüber, daß bei zahlreichen Algen eine Anlagerung neuer Wände und Wandlamellen an die älteren statthabe; in dem einen Falle (Bornetia, Callithamnion, Cladophora usw.) erweist sich die alte Wand unzureichend wachstumsfähig, und infolgedessen wird sie mehr oder weniger zeitig durch die jüngeren Teile gesprengt, in anderen Fällen aber (Protococcales, Conjugaten, Tetrasporeen usw. [Ulothrix[?]), wächst auch sie erheblich mit und folgt mehr oder weniger ausgiebig dem Wachstum der eingeschlossenen Zellen.

Steht dies fest, so erhebt sich die andere Frage: wie wachsen die jungen inneren, wie die alten äußeren Schichten? Während man früher den Turgor eine erhebliche Rolle bei diesen Vorgängen spielen ließ, haben Klebs, Pfeffer u. a. gezeigt, daß ihm eine solche durchaus nicht immer zukommt. Membranen können ohne ihn aktiv wachsen, und so ist es nicht ausgeschlossen, daß die zunächst einmal angelagerten Lamellen sich später selbständig in die Fläche vergrößern. Das hat schon Schmitz angedeutet, und Correns hat es besonders betont; speziell führt er die Fältelungen in den Lamellen, von welchen wir S. 74 berichteten, auf ein aktives Wachstum derselben zurück; das ist plausibel, und noch wahrschein-

licher ist er im Recht mit dem Nachweise, daß die Gallerthüllen der Apiocystis, der »eingeschachtelten« Conjugaten, Protococcales usw. selbsttätig weiter wachsen. Eine andere Erklärung ist eben überall dort kaum möglich, wo jene Hüllen sich nicht mehr im Kontakt mit lebenden Zellen befinden.

Welchen Begriff man dann mit den Worten »aktiv« oder »selbsttätig« verbinden soll, das wird jeder für sich etwas anders beantworten. Ich persönlich würde zunächst an die Intussuszeption im Sinne Nägelis denken, nicht aber an Wiesners Hypothese vom lebenden Plasma, das in jeder Membran vorhanden sein soll; auch Reinhardt's Annahme, daß zarte Plasmafäden die Mizellen der Membran mit dem Zellleibe verbinden, will mir noch nicht ganz einleuchten. Es ist aber hier auch nicht der Ort, das alles zu diskutieren. Ich verweise auf Pfeffer's Physiologie und auf die dort zitierten Schriften.

Betonen darf ich wohl noch, daß fast alle Membranfragen an einzelligen oder Fadenalgen studiert sind, daß dagegen das Membranwachstum an den Einzelzellen der größeren Tange bislang kaum untersucht worden ist.

Natürlich hat man auch die Frage diskutiert, wie sich die erste Anlage der neuen Membranlamellen gestaltet, und Schmitz ist der Meinung, daß sich die jeweils äußerste Hyaloplasmaschicht allmählich in Zellulose umwandle. Das ist für viele Fälle wahrscheinlich, in anderen dürfte es sich eher um eine Ausscheidung von Zellulose aus dem Plasma handeln. Darauf einzugehen, scheint mir unter Hinweis auf Schmitz und Strasburger nicht erforderlich zu sein. Ebenso kann ich nur auf die Versuche von Klebs hindeuten, in welchen auch plasmolysierte Zellleiber von Zygnema u. a. oft in mehreren Schichten Membranen bildeten.

Die Entstehung der Teilungswände wurde bereits im I. Band bei den einzelnen Familien behandelt. Bei Flagellaten, Diatomeen, Conjugaten und zahllosen Chlorophyceen konnten wir sukzedane, diaphragmenartige Bildung der neuen Membranen verfolgen, wobei bald völlige Unabhängigkeit des ganzen Vorganges von den Kernteilungen (Siphoneen), bald aber auch mehr oder weniger nahe Beziehungen zu denselben (Conjugaten, Diatomeen) zu verzeichnen waren. Bei Rhodophyceen und Phaeophyceen ist eine simultane Entwickelung der Teilungswand zweifellos die Regel. Beziehungen zur Mitose des Kernes sind ferner unverkennbar bei den Rhodomeleen (**1**, 602 ff.), sie fehlen ebensowenig bei den Phaeophyceen, doch wird z. B. bei Dictyota (Mottier) und Sphacelaria (Swingle) die neue Wand nicht direkt unter Vermittelung von Kernplatte und Spindelfasern aufgebaut, sondern letztere (ohnehin nicht immer gut entwickelt) schwinden und dann sammelt sich in der Mitte zwischen zwei Schwesterkernen eine dichtschaumige Masse, welche die zu teilende Zelle quer durchsetzt. Erst in dieser wird die junge Wand ausgeschieden.

Weiteres findet sich bei Strasburger, Berthold u. a.

Literatur.

Archer, Über Ballia callitricha var. Quart. Journ. of micr. sc. 1875. **15.** p. 416.

Bauer, W., Über den aus Agar-Agar entstehenden Zucker usw., nebst dem Versuch einer Klassifikation der gallertbildenden Kohlehydrate usw. Journ. f. prakt. Chemie. 1884. N. F. **30.** p. 367.

—— Über eine aus Laminarienschleim entstehende Zuckerart. Ber. d. d. chem Ges. 1889. **1.** p. 618.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.
—— Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 710.
Bitter, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 255.
Bohlin, K., Studier öfver några slägten of Alggruppen Confervales Borzi. Bih. till kgl. Sv. vet. Akad. Handlingar. Bd. 23. Afd. 3.
Correns, C., Zur Kenntnis der inneren Struktur einiger Algenmembranen. Zimmerm. Beitr. z. Pflanzenzelle. 3.
Davis, B. M., Continuity of the protoplasm in the Chantransia-form of Batrachospermum. Bot. Gaz. 1891. **16.** p. 149.
Dippel, L., Das Mikroskop. II. Aufl. 1896. **2.** p. 616.
Falkenberg, P., Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes. 1901. **25.**
Famintzin, Valonia. Bot. Ztg. 1860. **18.** p. 341.
Forel, Tuffbildung durch Algen. Bull. de la soc. Vaud. des sc. nat. 1879. **16.** p. 173.
—— Le Leman.
Gardiner, On the constitution of the cell-wall and middle lamella. Proceed. of the Cambridge Philos. soc. 1884. **5.**
Gibson-Harvey, R. J., Notes on the histology of Polysiphonia fastigiata Grev. Journ. of bot. 1891. **29.** p. 129.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. 1893. **2.** p. 217. (Wasserpflanzen.)
Golenkin, Pteromonas alata Cohn. Beitrag zur Kenntnis einzelliger Algen. Bull. soc. des naturalistes de Moscou. 1891. N. S. **5.** p. 417.
Günther, A. und Tollens, B., Über die Fucose, einen der Rhamnose isomeren Zucker aus Seetang. Ber. d. d. chem. Ges. 1890.
Haedicke, Bauer und Tollens, Über Galaktose aus Carrageen-Moos. Ann. d. Chem. u. Pharm. **238.** p. 302.
Hanstein, J., Über eine mit Eisenoxydhydrat umkleidete Conferve. S.-Ber. d. niederrh. Ges. Bonn 1878. **35.** p. 73.
Henckel, A., Über den Bau der vegetativen Organe von Cystoclonium purpurascens. Nyt Magazin f. Naturvidenskab. 1901. **39.** p. 355.
Hick, Th., On protoplasmatic continuity in the Florideae. Journ. of bot. 1884. **22.** p. 33.
—— Protoplasmatic continuity in the Fucaceae. I und II. Das. 1885. **23.**
Högbom, A. G., Über Dolomitbildung und dolomit. Kalkalgen. Neues Jahrb. für Mineral., Geol. u. Paläont. 1894. **1.** p. 262.
Hunger, W., Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreich. Diss. Jena 1899.
Kienitz-Gerloff, F., Neue Studien über Plasmodesmen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20.** p. 93.
Klebs, G., Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. aus d. bot. Institut zu Tübingen. 1886. **2.** p. 333.
—— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5.** p. 181.
—— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 489.
Klein, J., Über Siebröhren bei den Florideen. Flora. 1877. **60.** p. 294.
Kohl, F. G., Protoplasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9.** p. 9.
—— Beiträge zur Kenntnis der Plasmaverbindungen in den Pflanzen. Beihefte zum botan. Zentralbl. 1902. **12.** p. 343.
—— Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
Kolkwitz, R., Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. **4.** Abt. Helgoland. 1900.
Kuckuck, P., Compsonema, ein neues Genus der Phaeosporeen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1899. **3.** p. 90.
Lapparent, Sur l'intervention des végétaux dans la formation des tufs calcaires. Compt. rend. **129.** p. 664.
Leitgeb, H., Die Inkrustation der Membran von Acetabularia. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien 1887. **96.** p. 13.
Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1902. **8.** p. 347.
Massee, J., On the formation and growth of cells in the genus Polysiphonia. Journ. Micr. soc. London. 1884. 2 ser. **4.**
Meigen, W., Beiträge zur Kenntnis des kohlensauren Kalkes. Habilitationsschrift. Freiburg 1902.

Meyer, A., Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator usw. Bot. Ztg. 1896. **54.** p. 187.
—— Das Irrtümliche der Angaben über das Vorkommen dicker Plasmaverbindungen usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14.** p. 280.
Molisch, H., Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
Moore, Observations of the continuity of Protoplasma. Journ. of the Linn. soc. Bot. 1885. **21.**
Murray, G., Calcareous pebbles formed by algae. Phycolog. memoirs. Vol. I. part 3. p. 74.
Muther, Über die Hydrolyse von Fucus, Laminaria und Carrageen-Moos. Göttinger Diss. 1903.
—— und Tollens, Über die Hydrolyse von Fucus, Laminaria und Carrageen-Moos. Ber. d. chem. Ges. 1904. 1. p. 298.
Noll, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abhandl. d. Senckenberg. Ges. zu Frankfurt. 1890. **15.** p. 101.
Penhallow, D. P., Note on calcareous algae from Michigan. Bot. Gaz. 1896. **21.** p. 2.5.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1904.
Powell, Ch., Observations on some calcareous pebbles. Minnesota bot. stud. 3d ser. **1.** p. 75.
Reinhardt, M. O., Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstumes der Zellmembran. Festschr. f. Schwendener. 1899. p. 424.
Sauvageau, C., Sur la membrane de l'Ectocarpus fulvescens. Compt. rend. etc. 1896. **122.** — Auch Journ. de bot. 1896. **10.**
Schmiedeberg, Über die Bestandteile der Laminaria. Tageblatt der 58. Vers. d. Naturf. und Ärzte. Straßburg 1885.
Schmitz, Bildung und Wachstum der pflanzlichen Zellmembran. Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1880.
Schröder, B., Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. **7.** p. 139.
Schröter und Kirchner, Vegetation des Bodensees. »Bodensee-Forschungen«. **9.** Lindau 1896.
Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Bot. Ztg. 1899. **47.** p. 40.
Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. usw. 1888. **22.** (N. F. **15.**)
Stanford, Algin a new substance obtained from marine Algae. Pharmaceutical Journ. 1883; außerdem das. 1884.
Strasburger, E., Über Bau und Wachstum der Zellhäute. Jena 1882.
—— Die pflanzlichen Zellhäute. Pringsh. Jahrb. 1898. **31.** p. 511.
—— Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Pringsh. Jahrb. 1901. **36.** p. 493.
Tilden, J. E., Some new species of Minnesota algae, which live in a calcareous or siliceous matrix. Bot. Gaz. 1897. **23.** p. 95.
Walther, J., Die gesteinsbildenden Kalkalgen des Golfes von Neapel und die Entstehung strukturloser Kalke. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges. 1885. **37.** p. 229.
Wille, N., Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminariaceen. Aus: Universitetets Festskrift til Hans Maj. Kong Oscar II in Anledning af Regjierungsjubilaeet. 1897.
—— Bidrag till Algernes physiologiske Anatomi. Kgl. Sv. Vetensk. Akad. Handlingar 1885. **21.** Nr. 12.
Wisselingh, C. van, Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi. Pringsh. Jahrb. 1898. **31.** p. 619.
Woronin, M., Vaucheria de Baryana n. sp. Bot. Ztg. 1880. **38.** p. 425.
Zacharias, E., Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Pringsh. Jahrb. **20.** p. 107.
—— Über Bildung und Wachstum der Zellhaut bei Chara foetida. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **8.** p. 56.
—— Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora. 1891. p. 466.

2. Zellinhalt.

Das Protoplasma.

Bislang hat niemand nachgewiesen, daß die lebende Substanz der Algenzelle anders zusammengesetzt sei, als die der höheren Pflanzen, und ich glaube, der Leser wird einen solchen Nachweis vor der Hand kaum erwarten.

Auch die Anordnung des Plasmas und seiner Organe bietet in den Zellen, welche das Normalmaß nicht überschreiten, keine Besonderheiten. Die Chromatophoren liegen naturgemäß peripher, der Kern nimmt, an Plasmafäden aufgehängt, die Mitte ein, oder ist einseitig dem Plasmawandbelag eingebettet, man denke nur an die Volvocales, Conjugaten, sowie an Ulotrichales, Oedogonien und viele andere.

Die Situation ändert sich dort ein wenig, wo die Zellen ungewöhnliche Größen erreichen; da pflegt, wie wir für Siphonales und Siphonocladiales so oft auseinandergesetzt haben, in der Mitte eine große Vakuole gegeben zu sein; das wandständige Plasma führt außen das oder die Chromatophoren und innen, diesen fast anliegend, die Kerne. Letztere treten auch gern in die zwischen den Chlorophyllkörpern verbleibenden Lücken (Fig. 490, *2*).

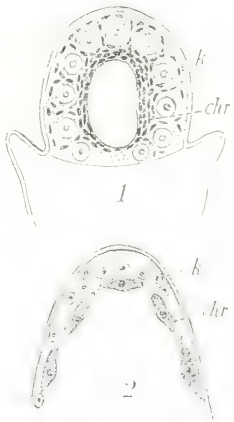


Fig. 490 n. Berthold. *1* Scheitelzelle von *Griffithia barbata*. *2* Scheitel von *Bryopsis plumosa*. *k* Kerne, *chr* Chromatophoren.

Diese Lagerung der Plasmaeinschlüsse nennt Berthold die normale. Er zeigt aber, daß das Plasma auch eine »inverse« Schichtung besitzen kann; eine solche demonstriert er u. a. in den Scheiteln der Siphoneen usw. Hier sammelt sich (Fig. 490, *2*) reichlich körniges Plasma, und in diesem treten dann die Kerne nach außen, die Chromatophoren nach innen. Das kann auch sonst vorkommen, ist z. B. leicht ersichtlich aus Fig. 490, *1*, die eine Scheitelzelle von Griffithia darstellt.

Besonders häufig sind solche Inversionen bei Bildung der geschlechtlichen wie ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen; ich erinnere an Vaucheria, Halosphaera, Hydrodictyon, Ectocarpus usw. (S. 26 ff.).

Fast selbstverständlich ist es, daß dem Plasma der Algen nicht die übliche Differenzierung in die Hautschichten und das Körnerplasma fehlt. Mit Strasburger kann man dann ev. unterscheiden das Kinoplasma und das Trophoplasma. Unter ersterem werden die glashellen Massen verstanden, welche die Hautschichten ausmachen, welche außerdem die hyalinen Strahlen aufbauen, die von den Centrosomen ausgehen usw. Über die Verwendung des Kinoplasmas bei der Bildung von Fortpflanzungszellen wurde schon auf S. 24 ff. berichtet. Das Trophoplasma ist die körnige oder schaumig-wabige Masse, welche z. B. bei den Sphacelarien, Tilopteriden usw. so ungemein auffallend hervortritt; sie würde nach Strasburger nur Ernährungszwecken dienen und nur als solche in die Fortpflanzungszellen eingehen.

Natürlich ist auch das Algenplasma überall beweglich; wenn das nicht häufig direkt konstatiert wurde, so liegt das wohl einerseits an der geringen Geschwindigkeit der Bewegung, andererseits an dem Umstande, daß man nicht immer darauf geachtet hat.

Plasmaströmungen sind häufig wahrgenommen an Conjugaten, z. B. weiß man, daß sowohl im Wandplasma als auch in den Aufhängefäden des Kernes bei Spirogyra Bewegungen Platz greifen, die ev. leicht an den mitgeführten Kriställchen erkennbar sind, und noch häufiger fast ist die Rede gewesen von Plasmaströmung bei Desmidiaceen: speziell bei Closterium haben schon Nägeli und de Bary, später Schumann, Wills, Alfr. Fischer davon berichtet. Die Hauptsache erwähnten wir schon in **1**, 82 und wir fügen noch unter Hinweis auf Schumann und Wills hinzu, daß im Wandbelag Längsstreifen sichtbar sind, in welchen das Plasma sich bald in der einen, bald in der anderen Richtung bewegt, diese Längsströme setzen sich bis an die kristallführenden Endvakuolen fort, umkreisen auch diese und bringen deren Inhalt in Bewegung (vgl. **1**, 82).

Nicht minder häufig sind Bewegungen des Plasmas bei den Siphoneen. Noll schildert z. B., wie an den Wänden der Bryopsis sich das Plasma bewegt und wie die Ortsveränderung auch die Massen in der Scheitelkuppe (Fig. 490, 2) mit ergreift. Es werden dort Protoplasma und Kerne ständig zu- und abgeführt.

Diese Bewegung ist nicht übermäßig rasch, schneller ist diejenige in den Plasmasträngen der Caulerpa, die Janse beschrieb (vgl. **1**, 316); sie wird, wie Noll betont, auch den plasmatischen Scheitelkuppen mitgeteilt.

Am häufigsten diskutiert ist die Ortsveränderung des Plasmas bei den Characeen. Wir wissen (**1**, 338), daß eine Hautschicht, welche auch die Chromatophoren einschließt, in jeder Zelle relativ unbeweglich bleibt, daß nur die inneren Plasmateile rasche Bewegung ausführen, und endlich, daß in jeder Zelle die Interferenzstreifen die Grenze zwischen beiden Strömungsrichtungen markieren. Die strömende Plasmamasse ist in jüngeren Zellen dicker, in älteren Zellen (z. B. Internodien) dünner, in den letzteren auch häufig ungleichmäßig verteilt, wie besonders Nägeli zeigte. Auch die Stromgeschwindigkeit wechselt in verschiedenen Regionen der einzelnen Zellen. Al. Braun zeigte nun, nachdem schon Agardh, Göppert, Cohn und viele andere in dieser Richtung gearbeitet, daß in den Knotenzellen im allgemeinen eine Querströmung statthat, während sich in den Internodien von Sprossen und Blättern eine Längsströmung abspielt.

Letztere ist aber gesetzmäßig geregelt. In den Internodien ist die Strömung abhängig von der Stellung der Blätter, welche jedes derselben an seinem Oberende führt. Der aufsteigende Strom ist unter dem in jedem Quirl ältesten Blatt, der absteigende unter dem jeweils jüngsten Seitenorgan zu finden. Da die ältesten Blätter der auf einander folgenden Blattquirle (**1**, 330) nicht vertikal über einander stehen, sondern immer gleichsinnig um einen bestimmten Winkel gegen einander verschoben sind, muß das gleiche mit den Strömungen der Fall sein. Die Interferenzstreifen beschreiben danach sehr steile Schraubenwindungen um die Längsachse.

In den Blättern findet sich der aufsteigende Strom auf der Rücken-(Außen-)Seite, der absteigende auf der Bauch-(Innen-)Seite. Dasselbe gilt für die Rindenlappen der Charen.

Die Dinge weiter auszuspinnen, hat kaum Zweck; da Al. Braun vor langen Zeiten der Berliner Akademie einen zweistündigen Vortrag über die Sache gehalten, verweise ich auf diesen. Dort finden sich auch reichliche Literaturangaben; aus diesen sei daran erinnert, daß Bonaventura Corti die Plasmaströmung im Jahre 1774 zuerst beobachtete, und daß Christ. Lud. Treviranus sie 1806 nochmals beschrieb.

Man kann noch fragen, welche Bedeutung jene Ströme und vor allem deren konstante Richtung haben mögen. Hörmann weist darauf hin, daß die Plasmabewegung in diesem Falle wohl der Ernährung dienen könnte, indem sie Stoffe transportiert und an geeigneter Stelle abgibt. Die Strömungen der benachbarten Zellen würden sich dann gleichsam in die Hand arbeiten. Das ist plausibel; den ziemlich weit ausgesponnenen Hypothesen Hörmann's im einzelnen zu folgen, ist mir aber nicht möglich.

Die Charen mit ihren Strömungen sind, weil sie sich leicht kultivieren und leicht beschaffen lassen, ungemein beliebte Versuchsobjekte geworden, an denen zahlreiche »Strömungsfragen« studiert wurden. Es ist nicht meine Absicht, diese Dinge hier zu besprechen, die weit mehr in das Gebiet der allgemeinen Physiologie als das der Algologie gehören. Bei Pfeffer, Hörmann, Ewart u. a. sind sie behandelt. Ich weise nur auf eins hin, was für die Ökologie der Charen nicht unwesentlich ist. Nachdem schon unvollkommene ältere Versuche gemacht waren, hat Kühne, dann Ewart gezeigt, daß die Characeen mindestens einige Wochen des Sauerstoffes entraten können. Auch in anaërobiontischer Lebensweise behalten sie die Fähigkeit der Plasmabewegung (siehe Kap. Gase).

Die Zellkerne.

Über die Kerne der Algenzellen ist man zuerst gründlicher durch Schmitz belehrt worden. Was wir heute bezüglich der Ein- resp. Vielzahl von Kernen als selbstverständlich ansehen, geht auf jenen Autor zurück.

Einkernig sind allgemein die kleinen Zellen, welche uns von den Flagellaten an aufwärts einzeln oder in Fadenverbänden begegnen, z. B. bei den Conjugaten, Volvocinen, Ulotrichales usw.; einkernig sind auch die meisten kleineren Fadenzellen bei den Phaeophyceen und Florideen. Doch sobald die Zellen eine gewisse Größe ein wenig überschreiten, werden sie mehrkernig. Z. B. habe ich die langgestreckten Zellen des Zentralkörpers bei Fucaceen häufig vielkernig gesehen, und ebenso gibt Barber an, daß die mittleren Zellen von Sacorrhiza (**1**, 429) mehrere Kerne führen. Die Erscheinung wird schon bei anderen Laminariaceen wiederkehren. Bei Florideen ist es ganz ähnlich. Schmitz wies besonders darauf hin, daß gewisse Callithamnien durchweg einkernig sind, daß aber viele andere Arten derselben Gattung in den Zellen der letzten Auszweigungen zwar nur einen Kern führen, in den Zellen der Stämme und Hauptäste aber deren mehrere. Man kann sich davon z. B. bei Callithamnion corymbosum leicht überzeugen. Einer bestimmten Zellgröße dürfte hier annähernd eine bestimmte Kernzahl entsprechen. Vielkernige Zellen treten bei den Florideen auch häufig in der Nachbarschaft der Ei- und Auxiliarzellen resp. bei Entwickelung des Sporophyten in die Erscheinung, und zwar verdanken sie nicht bloß einer Fusionierung von mehreren Zellen ihr Dasein, sondern auch einer wiederholten Teilung in nicht fusionierten Zellen, so z. B. bei Chylocladia (**1**, 726 ff.).

Berühmter freilich als die vielkernigen Braun- und Rotalgen sind die gleichnamigen Chlorophyceen, nämlich alle Siphonocladiales und Siphonales, von welchen schon im ersten Band so viel berichtet wurde, daß hier nichts mehr zu sagen übrig bleibt; nur sei daran erinnert: nicht bloß die Gattungen grüner Algen, welche wir in die eben genannten Gruppen vereinigten, sind vielkernig, sondern außerdem Hydrodictyon, Protosiphon und

Botrydium. Schmitz hat nun schon betont, daß die Zahl der Kerne für die Systematik der Florideen nicht verwendbar sei, ich gehe weiter und glaube, daß ganz allgemein die Zahl der Kerne eine Funktion der Zellgröße, nicht aber ein Ausdruck für die Verwandtschaft ist — auch nicht bei den grünen Algen. Selbst wenn man Botrydium und Protosiphon noch zu den Siphoneen zählen wollte, wäre das für Hydrodictyon doch wohl ganz unmöglich.

Im Gegensatz zu vielkernigen haben wir in **1**, 61 von kernlosen Zellen bei Conjugaten berichtet.

Die Verteilung der Kerne in den Zellen besprachen wir auf S. 87.

Wie das Plasma der Algenzellen, so weichen auch deren Kerne weder in der Zusammensetzung noch in der Teilung erheblich von denjenigen höherer Pflanzen ab. Diese Tatsache überhebt uns hier einer eingehenden Behandlung, denn ein richtiges Verständnis kann nur durch vergleichende Betrachtung der Kerne aus Pflanzen- und Tierreich gewonnen werden, wie sie ja von zahlreichen Forschern durchgeführt ist. Ich verweise auf die Arbeiten von Boveri, Häcker, Hertwig, Koernicke, Strasburger, Wilson und Zimmermann, in welchen sich der Leser über weitere Literatur informieren kann.

Die ruhenden Kerne haben im allgemeinen das bekannte Chromatin- und Liningerüst, doch betont besonders Golenkin von neuem, daß sich nicht alle Algen übereinstimmend bezüglich der Nukleolen verhalten. Bei Codium, Valonia u. a. liegt tatsächlich ein Chromatingerüst (wie bei höheren Pflanzen) vor, welchem einige echte Nukleolen eingelagert sind. Was man aber bei zahlreichen Grünalgen (Conjugaten, Protococcales, Volvocales, Siphoneen u. a.), sowie bei Dictyotaceen, Fucaceen usw. Nucleolus nennt, ist nicht mit dem gleichnamigen Organ bei höheren Pflanzen zu verwechseln, es ist vielmehr die überwiegende Menge des Chromatins, welche zu einem annähernd kugeligen Körper geballt ist. So resultieren jene Kerne, an welchen eine ziemlich derbe Membran und ein leicht färbbares dichtes Zentrum (durch wenige tingierbare Fäden verbunden) unschwer nachweisbar sind. Sie treten bald in erheblicher (Spirogyra), bald in äußerst geringer Größe (Vaucheria) in die Erscheinung.

Ist das Gesagte richtig, so müssen aus dem erwähnten Pseudonucleolus bei der Teilung die Chromosomen hervorgehen. Das wird auch von Golenkin für Sphaeroplea u. a. angegeben; Moll und Mitzkewitsch betonen dasselbe für Spirogyra, van Wisselingh freilich läßt nur einige Chromosomen aus dem sog. Nucleolus, andere aus dem umgebenden Gerüst entspringen. Trifft auch nur die letzte Angabe zu, und das ist mir nicht unwahrscheinlich, so ist damit wieder gezeigt, daß eben jener Nucleolus ein Pseudonucleolus ist, der Chromatin beherbergt, wenn er auch nicht ausschließlich aus solchem besteht.

Den letzten Schluß wird man auch für Dictyota ziehen dürfen, bei welcher nach Mottier der Nucleolus für die Chromosomentwickelung mitgebraucht wird.

Demgegenüber zeigen die oben erwähnten Codien und Valonien die gewöhnliche Entstehung der karyokinetischen Figuren Fairchild, und solche werden bei den Oedogonien (Klebahn), wie auch in den teilungsfähigen Regionen der Charen Johow, Kaiser, Debski wahrgenommen. Recht abweichend sind aber wieder die Teilungsfiguren der Diatomeen, Euglenen und Peridineen. Bei den Diatomeen sahen wir **1**, 118, wie die Zentralspindel vom Centrosoma aus gebildet von außen in den Kern gleichsam einwandert. Für Euglena schildert Keuten (s. auch Blochmann) ein Nucleo-Centro-

soma, das wie ein Nucleolus mitten im Kerne liegt, sich bei der Teilung aber stark streckt und sich endlich einschnürt. Um dasselbe gruppieren sich die Chromosomen, teilen sich mit ihm ungefähr gleichzeitig und hüllen es auch in den Tochterkernen wieder ein. Spindelfasern kommen nicht zur Beobachtung, und so kann man den Vorgang auch wohl als Mittelding zwischen Mitose und Amitose ansehen. Dasselbe betonten wir schon für die Peridineen (**1**, 48), und vielleicht muß man in dieselbe Kategorie die Karyokinesen rechnen, welche Nathansohn bei Spirogyren (**1**, 61) als Amitosen ansprach, während v. Wisselingh sie nur als etwas abnorme Mitosen gelten lassen will. Über ähnliche Fälle bei Pflanzen und Tieren berichtet Koernicke in seiner Zusammenstellung.

Schon aus dem Gesagten geht hervor, daß bei einer und derselben Spezies die Mitose keineswegs immer genau nach demselben Schema verläuft. van Wisselingh unterscheidet bei den Spirogyren eine Teilung mit, eine andere ohne Segmentbildung, über welche das Nähere in seiner Arbeit nachzusehen ist; und außerdem haben Schmitz und Fairchild für Valonia, die auf S. 90 genannten Autoren für Chara gezeigt, daß Mitosen und Amitosen an derselben Pflanze vorkommen können. Bei Chara unterliegt es keinem Zweifel (S. 90), daß nur bestimmte Zellen (die Internodien) Amitose zeigen, und Schmitz gibt auch für Valonia an, daß nur gewisse Regionen der Blasen eine direkte Zerschnürung der Kerne erkennen lassen. Fairchild bestreitet das. Doch muß die Sache wohl noch einmal geprüft werden, weil auch bei Valonia nicht ganz klar zu sein scheint, wie weit wirklich prinzipielle Unterschiede vorliegen.

Die Kernteilungen vollziehen sich bei Spirogyren, Euglenen usw. häufig bei Nacht, dementsprechend natürlich die Zellteilungen. Diese Beobachtung reiht sich zwanglos an die Erfahrungen an, welche wir an Zoosporen, Gameten usw. machten.

Centrosomen.

Centrosomen scheinen in den Zellen der Algen sehr verbreitet zu sein, man möchte annehmen, daß sie überall vorhanden sind. Sicher nachgewiesen wurden sie bei Sphacelarien (Swingle), Dictyotaceen (Mottier, Williams), Fucus (Farmer und Williams, Strasburger), ferner bei den Diatomeen und Dinoflagellaten (Lauterborn). Ob alle diese Gebilde absolut gleichwertig sind, ist noch nicht sicher. Bei grünen Algen wurden die fraglichen Organe bislang wohl nicht gesehen, bei Chara suchte Debski vergebens nach ihnen.

Karyoide.

Mit diesem Namen bezeichnet Palla kugelige Körperchen von annähernd konstanter Größe, welche er bei den Conjugaten beobachtete. Sie liegen den Chromatophoren außen an und sind mit Jod-Eosin leicht rot zu färben. Genaueres aber weiß man nicht.

Literatur.

Agardh, C. A., Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Nova acta Leopold. 1826. **13.** p. 113.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Blochmann, F., Über die Kernteilung bei Euglena. Biol. Zentralbl. 1894. **14.** p. 194.

Boveri, Th., Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

Braun, Al., Über Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1852. p. 221. 1853. p. 45.

Corti, Bonaventura, Osservazioni microscopiche sulla Tremella e sulla Circulatione del fluido. Lucca 1774.

Debski, B., Beobachtungen über Kernteilung bei Chara fragilis. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 227.

Ewart, A. J., On the Physics and Physiology of protoplasmic Streaming in plants. Oxford 1903.

Fairchild, D. G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Kernteilung bei Valonia utricularis. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **12.** p. 331.

Fischer, Alfr., Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. Pringsh. Jahrb. 1884. **14.** p. 133.

Göppert, H. R. und Cohn, F., Über die Rotation des Zellinhaltes in Nitella flexilis. Bot. Ztg. 1849. **7.** p. 665.

Golenkin, M., Algologische Mitteilungen. (Über die Befruchtung bei Sphaeroplea annulina und über die Struktur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou. 1899. Nr. 4.

Häcker, V., Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.

Hertwig, O., Zelle und Gewebe. Jena 1893.

Hörmann, Studien über die Plasmaströmung bei Characeen. Jena 1898.

Janse, J. M., Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1889. **21.** p. 163.

Johow, Die Zellkerne von Chara foetida. Bot. Ztg. 1881. **32.** p. 729.

Kaiser, O., Über Kernteilungen der Characeen. Bot. Ztg. 1896. **54.** p. 61.

Keuten, J., Die Kernteilung von Euglena viridis Ehrenbg. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1895. **60.** p. 215.

Koernicke, M., Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 66.

Kühne, W. Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. 1. Zeitschr. f. Biol. 1897. **35.** p. 43. 2. Das. 1898. **36.** p. 1.

Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau. Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.

Mitzkewitsch, Über die Kernteilung bei Spirogyra. Flora 1898. **85.** p. 81.

Moll, J. W., Observations on karyokinesis in Spirogyra. Verh. kon. Akad. voor Wetensch. te Amsterdam. 1893. II. Sect. Deel 1.

Mottier, D., M., Centrosom bei Dictyota. Ber. d. d. bot. Ges. 1898. **16.** p. 125.

—— Nuclear and Cell-division in Dictyota dichotoma. Annals of Botany. 1900. **14.** p. 163.

Nägeli, C., Die Bewegungen im Pflanzenreich. Nägeli's Beitr. z. wiss. Botanik. 1860. **2.** p. 1.

Noll, F., Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. Biolog. Zentralbl. 1903. **23.**

Palla, E., Über ein neues Organ der Conjugatenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 153.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl. Leipzig 1904.

Schmitz, Fr., Über den Bau der Zellen bei den Siphonocladiaceen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk. zu Bonn. 1879. **36.** p. 142—145.

—— Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle. 1879. p. 275.

—— Über die Zellkerne der Thallophyten. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Nat.- u. Heilk. in Bonn. 1879. **36.** p. 345. 1880. **37.** p. 122.

—— Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. Bonn. 1880. **37.** p. 159.

Schumann, C., Bewegungen in der Zelle von Closterium Lunula. Flora. 1875. **58.** p. 65.

Strasburger, E., Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich usw. Jena 1888.

—— Cytologische Studien aus dem Bonner botan. Institut. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 155.

—— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. im Pflanzenreich. Jena 1900.

Swingle, W., Zur Kenntnis der Kern- und Zellteilungen bei den Sphacelariaceen. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 297.
Treviranus, Ch. L., Vom inwendigen Bau der Gewächse und von der Saftbewegung in denselben. Göttingen 1806.
Wills, Bewegung des Zellinhaltes von Closterium Lunula. Midland Naturalist. **3.** p. 187. 1880. Just's Jahresber. **8** 1. p. 568.
Wilson, E. B., The cell in development and inheritance. New York 1904.
Wisselingh, C. van, Über Kernteilung bei Spirogyra. Flora. 1900. **87.** p. 355—377. Vgl. S. 91.
Zimmermann, A., Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena 1896.

Chromatophoren.

a. Form und Vermehrung.

Die relativ einfachsten Chromatophoren unter den Algen finden wir bei Ulothrix, Ulva u. a. Hier bildet der Chloroplast eine vierseitige Platte mit mehr oder weniger gerundeten Ecken. Diese liegt gewöhnlich bei Ulothrix der Wand parallel, bildet demnach einen mehr oder weniger vollständig zusammengebogenen Hohlzylinder. Ist die gebogene Platte relativ kurz, so resultiert das Bild eines grünen Bandes, das die Zelle ungefähr in der Mitte umzieht (Figur 126, **1**, 198).

Gewinnt es auch vielfach den Eindruck, als ob das Chromatophor der Zellwand direkt anliege, so braucht doch kaum betont zu werden, daß, wie in allen Pflanzenzellen, Plasma die Chlorophyllplatte allseitig einschließt.

In der Mitte der gekrümmten Platte erscheint häufig ein Pyrenoid, nicht selten jedoch gesellen sich einige weitere seitlich liegende hinzu.

Liegt die Chlorophyllplatte bei Ulothrix häufig genau äquatorial, so wird sie bei Ulva und deren Verwandten auf die eine, nach auswärts gekehrte Wandfläche verschoben (Fig. 491, *1*).

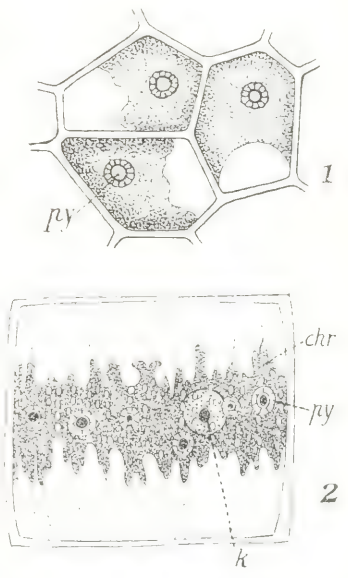


Fig. 491 n. Schimper u. Schmitz. *1* Einige Zellen von *Ulva »bullosa«*. *2* Gliederzelle des Fadens von *Draparnaldia glomerata*. *py* Pyrenoid. *chr* Chromatophor. *k* Kern.

Die Chloroplasten der Coleochaete-Zellen (Fig. 153, **1**, 244) und zahlreicher Chaetophoraceen weichen von den eben beschriebenen nur durch etwas unregelmäßigere Umrisse ab, führen aber hinüber zu Formen, die wir bei Draparnaldia treffen. Auch hier nimmt ein grünes Band den Äquator der trommelförmigen Zelle ein, dieses aber ist nicht mehr ganzrandig, sondern nach oben und unten mit Zacken der mannigfaltigsten Art versehen (Fig. 492, *2*, ja es werden Durchlöcherungen sichtbar, so daß in älteren Zellen ein gitterförmiges Aussehen des ganzen Chloroplasten zustande kommt.

Das führt hinüber zu Oedogonium (Fig. 492, *1*), bei welchem die Zerschlitzung des Farbstoffträgers fast ins Extrem getrieben ist: wir finden zahlreiche Längsstreifen, die kaum noch zusammenhängen.

Netzchromatophoren dieser oder ähnlicher Art sind nun — zumal bei großzelligen Algen — durchaus keine Seltenheit; wir finden sie z. B. bei

Cladophora-Arten (Fig. 492, 2). Enge und weite Maschen, derbe und dünne Stränge wechseln hier scheinbar regellos mit einander ab. Pyrenoide liegen durch das ganze Maschenwerk zerstreut, bevorzugen aber die Knotenpunkte desselben.

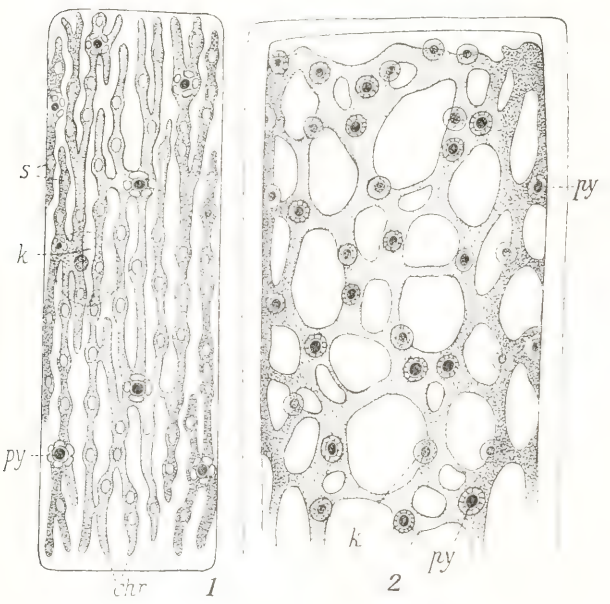


Fig. 492 n. Schmitz. *1* Chromatophor einer Oedogoniumzelle. *2* dass. von *Cladophora arcta*. *k* Kern, *py* Pyrenoide. *s* Stromastärke.

Die geschilderten Chloroplasten sind alle in dem oben angegebenen Sinne wandständig, doch gibt es Cladophora-Arten, bei welchen von den parietalen Netzen reichlich Fortsätze gegen die Mitte entsandt werden, so daß eine Durchsetzung des Plasmas mit grünen Balken resultiert. Ähnliches finden wir bei Hydrodictyon. Wir sahen ja schon (**1,** 193), daß bei guter Ernährung mehrere Netzzylinder in einander geschachtelt werden und sich dann durch Querbalken verbinden.

Nun existieren Cladophora-Arten, welche ihre Chromatophoren zerstückeln. Dieselben haben meistens in den jugendlichen Zellen Netzchromatophoren, und solche bleiben auch gelegentlich, wenn Hemmungen eintreten, erhalten; meistens aber zerfallen sie beim Heranwachsen der Zellen in zahlreiche Stücke (durch Zerschnürung). Diese letzteren aber dürften ihre Zusammengehörigkeit dadurch bekunden, daß nicht alle, sondern nur einige von ihnen Pyrenoide führen.

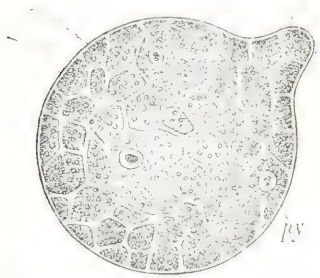


Fig. 493 n. Reinke's Atlas. Zelle von *Blastophysa rhizopus*. *py* Pyrenoide.

Ähnliche Erscheinungen kehren wieder bei Sphaeroplea (**1,** 288), bei Anadyomene (**1,** 259), bei Blastophysa (Fig. 493) und wohl auch noch bei anderen Gattungen.

In diesen Fällen scheint mir eine Herleitung der Stücke von den Netzchromatophoren unerläßlich zu sein, und weiterhin glaube ich, daß die letzteren auf einfache Platten zurückgehen: dafür sprechen die Chromatophoren von Stigeoclonium und außerdem die Angaben Artari's über Hydrodictyon, die wir in **1,** 193 wiedergaben. Dieser Autor beschreibt direkt, wie das Chromatophorennetz der fraglichen Alge aus einer einfachen Platte hervorgeht.

An Stelle einer Platte, eines Netzes usw. beherbergen nun aber, wie

wir wissen, zahlreiche Algen mehrere bis viele Chromatophoren, welche dann dementsprechend kleiner sind. Bei Bumilleria z. B. (Fig. 494, *3*, *4*) finden wir 2—4 Plättchen; jedes ist ein wenig gekrümmt der Außenwand nahe gelegen. Ähnlich liegen die Dinge bei Botrydium (Fig. 494, *1*, *2*), Bryopsis, Derbesia usw., nur bemerkt man bei den letztgenannten Arten Pyrenoide, die der Bumilleria fehlen, und außerdem sind die Farbstoffträger bei diesen Formen, der Größe der Zellen entsprechend, viel zahlreicher.

Bei den meisten Siphoneen tritt uns dann die Linsenform der Chlorophyllkörper entgegen, die wir auch bei den höheren Pflanzen gewöhnt sind. Die Körperchen sind ungemein zahlreich, aber recht gleichmäßig im wandständigen Plasma der Schläuche verteilt.

Schon für viele der erwähnten Gruppen (z. B. Ulotrichales und Siphonales) konnten wir die Chromatophoren als Gruppenmerkmal mit verwenden, und dasselbe ist geschehen bei den Volvocales und Protococcales. Wir zeigten im I. Bande, daß hier in den typischen Fällen ein Glocken- (oder Becher-) Chromatophor vorliegt, und daß dieses nun bei gewissen Arten in Netze übergeführt oder so in Bänder zerschlitzt wird, daß nur noch am Grunde des Bechers ein Zusammenhang nachweisbar ist. Das sind Abänderungen, welche mit den für Cladophora, Oedogonium u. a. beschriebenen völlig parallel gehen.

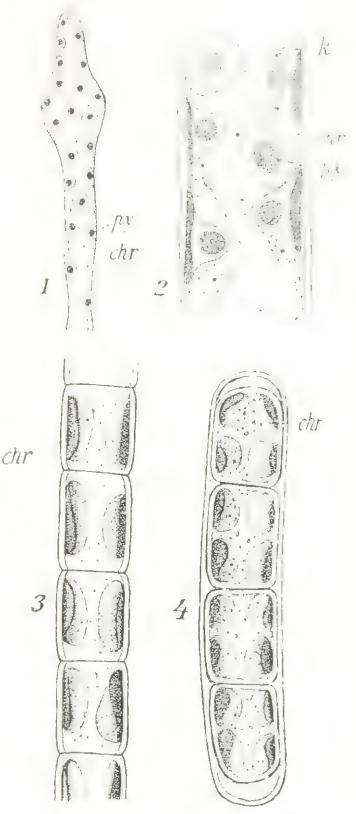


Fig. 494 n. Klebs. *1*, *2* *Botrydium*. Stücke der Zellen, verschieden stark vergr. *3*, *4* *Bumilleria exilis*. Fadenstücke. *chr* Chromatophoren, *a* Stärke, *py* Pyrenoide, *k* Kern, *ky* Karyoide.

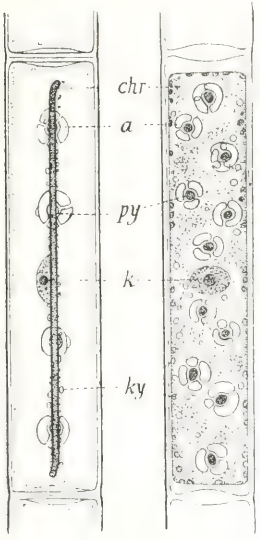


Fig. 495 n. Palla. *Mougeotia scalaris*. Bezeichnungen wie in Fig. 494. Die rechte Fig. ist gegen die linke um 90° gedreht.

Nicht so leicht auf einen Typus zurückführen lassen sich die Chromatophoren der Conjugaten; sie bieten wohl in Mannigfaltigkeit der Ausgestaltung das Höchste, was unter den Pflanzen zu finden ist. Conjugaten.

Als einfachste Form finden wir wieder die Platte, die besonders bei Mesocarpus (Fig. 495) altberühmt ist. Dieselbe liegt aber nicht, wie bei Ulothrix u. a., der Wand an, sondern sie plaziert sich, fast eben, genau in die Zellmitte; Fig. 495 zeigt das besser als lange Beschreibung. Plasma bedeckt natürlich überall das Chromatophor, der Kern liegt ihm ungefähr in der Mitte

auf. Pyrenoide sind annähernd gleichmäßig über die ganze Platte in mäßiger Zahl verteilt.

Als gewundene Platten kann man wohl die allbekannten Chlorophyllbänder der Spirogyren ansprechen. Sie liegen ja bald in Einzahl, bald in Mehrzahl in der Zelle, ihre Schraubenwindungen sind bald flach, bald steil, je nach der Spezies. In der Mitte der Bänder finden sich, meist in sehr regelmäßigen Abständen, große Pyrenoide (Fig. 496). Das ist das, was man bei oberflächlicher Betrachtung sieht; die Sache ist aber komplizierter. Bei vielen Spezies ist den grünen Bändern nach außen hin ein Kamm oder eine Leiste aufgesetzt, so daß sie im Querschnitte I-förmig erscheinen. Sodann sind die Ränder nicht glatt, sondern wellig ausgebuchtet, und wenn nun, wie das nach Kolkwitz häufig ist, die Chromatophoren rinnenartig gekrümmt werden (konkave Seite gegen die Zellwand gekehrt), dann dienen die stumpfen Zähne der Bänder gleichsam als Füße, zwischen welchen Plasma zirkulieren kann.

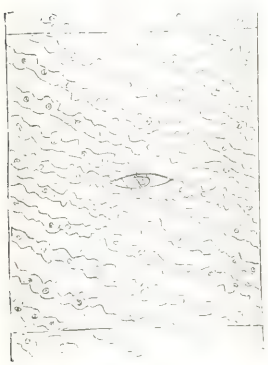


Fig. 496. Zelle von *Spirogyra* n. Strasburger. Stark vergr.

Die in Rede stehenden Chloroplasten wachsen, und zwar nach Kolkwitz sowohl an der Spitze, als auch interkalar. Durch letzteren Umstand wird eine Trennung der Pyrenoide nach deren Teilung auf einfache Weise ermöglicht. Daß dabei die Bänder im Plasma »gleiten« müssen, ist selbstverständlich.

Nach Kolkwitz wären die Bänder in der Zelle »gespannt«. Er schließt das aus Kontraktionen, die sie unter gewissen Umständen erfahren. Dieser Schluß scheint mir indes nicht zwingend zu sein.

Der Zellkern liegt meistens inmitten der Spirogyra-Zelle, das ihn umgebende Plasma sendet in solchen Fällen Stränge aus, welche sich mit ganz besonderer Vorliebe dort anheften, wo ein Pyrenoid liegt, ja nach Strasburger und Chmielevsky gabeln sie sich, wenn ein Pyrenoid sich teilt, und wenn dann die Teilstücke auseinander rücken (Fig. 496).

Dem durch Spirogyra repräsentierten Bändertypus folgen mancherlei andere Formen aus den verschiedenen Gruppen der Conjugaten, z. B. Mougeotia, Spirotaenium u. a.

Greifen wir noch einmal auf Mesocarpus zurück, so schließt sich an diesen zunächst Brandt's Mesogerron, bei welchem die Platte zu einem unvollkommenen Kästchen zusammengebogen ist, und außerdem kann man auch wohl einen Übergang zu Closterium und ähnlichen Conjugaten finden, welchen allen mehrere bis zahlreiche Platten zukommen, die durch ein Mittelstück vereinigt sind. Das erwähnte Closterium zeigt dies am besten.

In Fig. 497, *2*, sehen wir einen Querschnitt durch die Zelle und erblicken das Zentralstück, von welchem die Platten ausstrahlen. Die Ansicht von der Seite zeigt dann, daß die Einzelplatten als tief grüne Längsstreifen hervortreten, zwischen welchen der übrige Teil des ganzen Chromatophors heller hindurchschimmert Fig. 497, *1*). Die Closterium-Zelle führt zwei Chromatophoren, welche in der Mitte der Zelle Raum für reichliches Plasma und den Kern frei lassen (Fig. 497, *1*). Auch die Enden sind frei und demnach weiß gefärbt. Das die radialen Platten verbindende Mittelstück erscheint als ein mehr oder weniger derber, gegen die Spitzen der Zelle hin kegelförmig verjüngter Strang. Dieser beherbergt

die Pyrenoide, welche meistens in einer Längsreihe angeordnet erscheinen, wo der Kegel schmal ist, den letzteren aber allseitig bedecken, wo er (Clost. Lunula) einen relativ großen Durchmesser erreicht. Das gleiche Plattensystem wird noch komplizierter und weiter ausgestaltet bei Cylindrocystis, Penium u. a., indem nicht bloß die radiären Platten Längsspaltungen in der Richtung des Radius erfahren, sondern auch durch Auskerbung der nach außen gekehrten Ränder (Fig. 498) ein seltsames Bild gewähren.

Ganz anders sind wieder die Platten kombiniert bei Staurastrum usw. Sie strahlen auch hier von dem pyrenoidhaltigen Mittelstück aus (Fig. 499, 2) und verlaufen bei der gezeichneten Form paarweise in die Fortsätze der Zellen. Fig. 499, *1* zeigt die Platten und Zellen dann von der Seite in jeder Zellhälfte.

Noch etwas bunter ist Cosmarium (Fig. 500). Die Zelle besitzt in jeder Hälfte zwei Chromatophoren, welche seitlich von der Mittellinie des Ganzen liegen. Das Zentralstück führt wieder das Pyrenoid. Der Querschnitt (Fig. 500, 2) zeigt, daß von dem Mittelstück (*p*) zwei Platten (a^1, a^3) bogenförmig gegen die abgeflachten Zellseiten divergieren, während zwei andere ebenso gegen die Kante konvergieren (a^2, a^4).

Die Cosmariumzelle gewährt deshalb, von der Fläche betrachtet, das Bild Fig. 500, *1*,

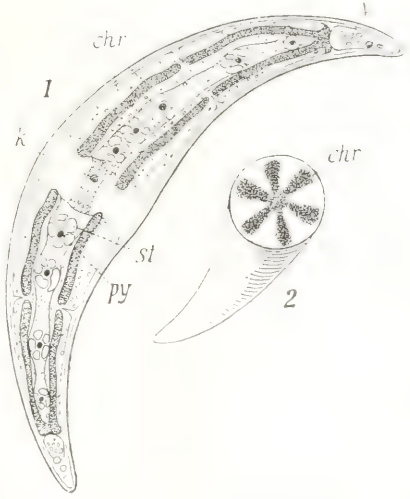


Fig. 497. *Closterium moniliferum.* *1* Seitenansicht n. Palla. *2* opt. Querschnitt n. Nägeli. *k* Kern, *chr* Sternplattenchromatophor, *py* Pyrenoid, *st* Stärke, *v* Endvakuole.

Fig. 498. *Cylindrocystis* n. Nägeli. *1* Seitenansicht. *2* opt. Querschnitt.

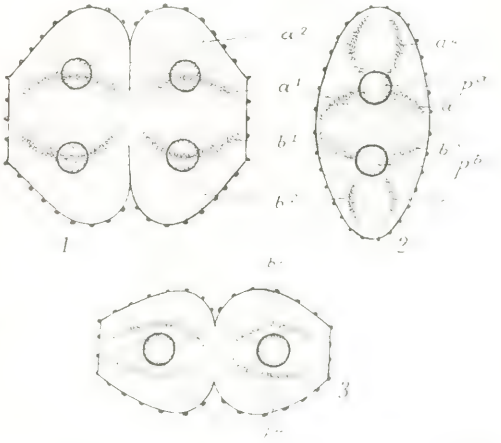


Fig. 500. *Cosmarium Botrytis* n. Nägeli. *1* von der Fläche, *2* von oben, *3* von der Kante. p^0 Pyrenoide. *a*, *b* Chromatophoren.

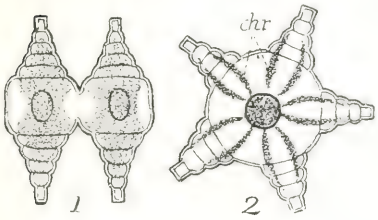


Fig. 499. *Staurastrum (Phycastrum) crenulatum* n. Nägeli. *1* von der Seite. *2* von vorn. *chr* Chromatophor.

von der Kante dasjenige wie Fig. 500, *3*. Da überall für die Teilplatten die gleiche Bezeichnung gewählt ist, dürfte der Leser sich auch ohne weitere Beschreibung leicht orientieren.

Einen besonderen Typus unter den Conjugaten, der sich nicht ohne weiteres an die Plattenformen anreiht, repräsentieren noch die allbekannten Zygnemen (Fig. 501). Hier sind zwei sternförmige Chromatophoren vorhanden; jedes derselben enthält wiederum ein Mittelstück mit Pyrenoid, und von ersterem strahlen schmale, spitze Streifen nach allen Richtungen aus. Die grünen Sterne sind durch ein breites Plasmaband verknüpft, das in der Mitte den Kern führt.

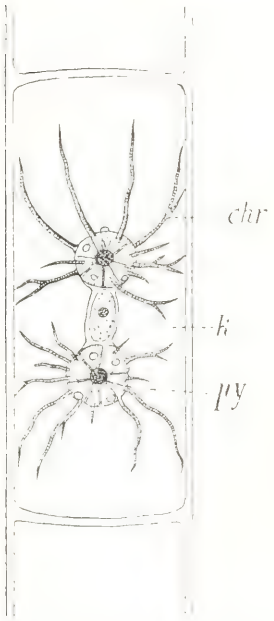


Fig. 501. *Zygnema spec.* n. Palla. *k* Kern, *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid.

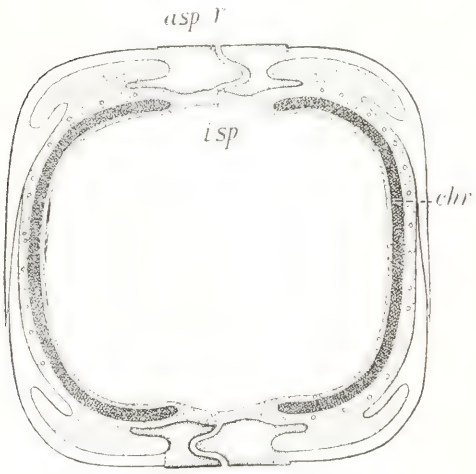


Fig. 502. *Pinnularia viridis* n. Lauterborn. Transversalschnitt der Zelle. *r* Raphe mit dem äußeren (*asp*) und inneren (*isp*) Spalt, *chr* Chromatophor.

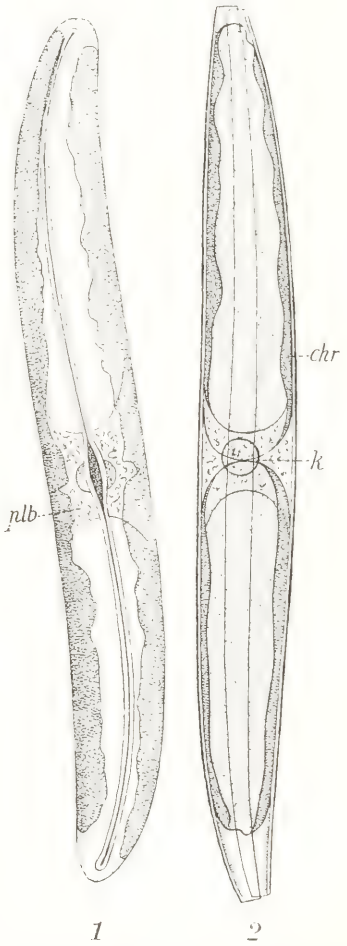


Fig. 503. *Pleurosigma Spenceri* n. G. Karsten. *1* von der Schalen-, *2* von der Gürtelbandseite. *plb* Plasmaband, *chr* Chromatophor, *k* Kern.

Mit dem Gesagten ist die Mannigfaltigkeit in der Ausgestaltung des Conjugaten-Chromatophors noch nicht vollständig dargelegt, allein das Gesagte wird ausreichen, um wenigstens die wichtigsten Typen erkennen zu lassen.

Die Diatomeen besitzen in einer verhältnismäßig großen Zahl von Gattungen Plattenchromatophoren, welche, meist zwei an der Zahl, die Gürtelbandseite einnehmen, wie das aus dem vorstehenden Querschnitt von Pinnularia ohne weiteres hervorgeht (Fig. 502). *Diatomeen.*

Besonders instruktiv sind aber die Pleurosigmen. Auch hier haben wir bei einer Gruppe von Arten die der Gürtelbandseite anliegenden Platten, denen Pyrenoide zu fehlen scheinen (Figur 503, *1*). Wie aber die Gürtelansicht zeigt, besteht Neigung, eine frühzeitige Querteilung eintreten zu lassen (Fig. 503, *2*).

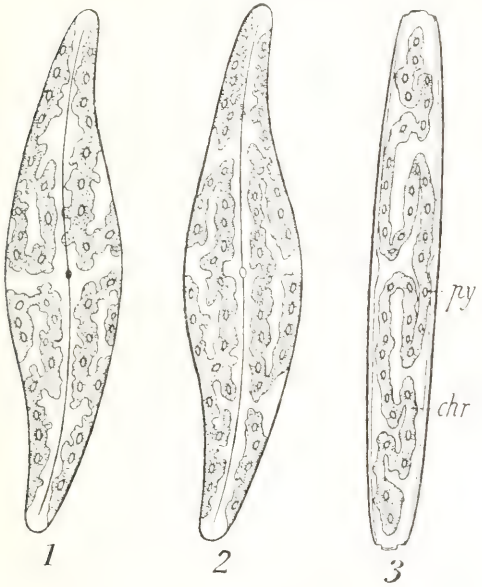


Fig. 504. *Pleurosigma angulatum* n. G. Karsten. *1* Ober-, *2* Unter-, *3* Gürtelbandseite. *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor.

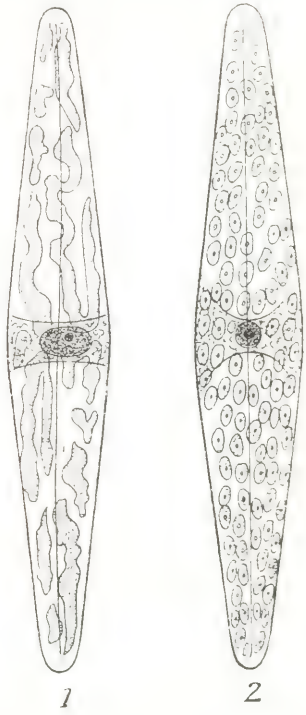


Fig. 505 n. G. Karsten. *1 Pleurosigma rigidulum*, *2 Pleurosigma giganteum*.

Eine zweite Gruppe von Pleurosigma-Spezies zeigt nach Karsten vier bandförmige Chromatophoren, eine dritte wieder besitzt deren nur zwei, aber diese sind bandförmig und ziemlich kompliziert gewunden. Von der Gürtelbandseite her erkennt man eine mittlere große und zwei seitliche kleinere Schleifen (Fig. 504, *3*). Diese greifen dann auf die Schalenseiten über, jedoch so, daß Epi- und Hypotheka ein verschiedenes Aussehen erhalten (Fig. 504, *1*, *2*).

In diese Chromatophoren sind Pyrenoide in ziemlich erheblicher Zahl und in regelmäßigen Abständen eingelagert.

Die Bänder zerfallen nun (Fig. 505, *1*) bei einigen Arten in kleinere, verschieden große Stücke, und solche Fälle führen hinüber zu einem vierten

Typus unter den Naviculeen, in welchem (Fig. 505, 2) zahlreiche Linsenchromatophoren gegeben sind, wie wir sie bereits bei zahlreichen Chlorophyceen fanden.

Auch in anderen Gattungen kehren diese Plättchen wieder, z. B. bei Melosira, Synedra, Licmophora, Achnanthes usw., doch brauchen sie ebensowenig wie bei Navicula die einzige in der Gattung vertretene Chromatophorenform zu sein.

Bei den bislang genannten Diatomeen sind zwar Pyrenoide meistens vorhanden, sie treten aber nicht in dem Umfange in den Vordergrund wie bei den jetzt kurz zu erwähnenden Tabellarien. Grammatophora marina führt nach KARSTEN ein gelapptes Chromatophor, das in der Mitte mit

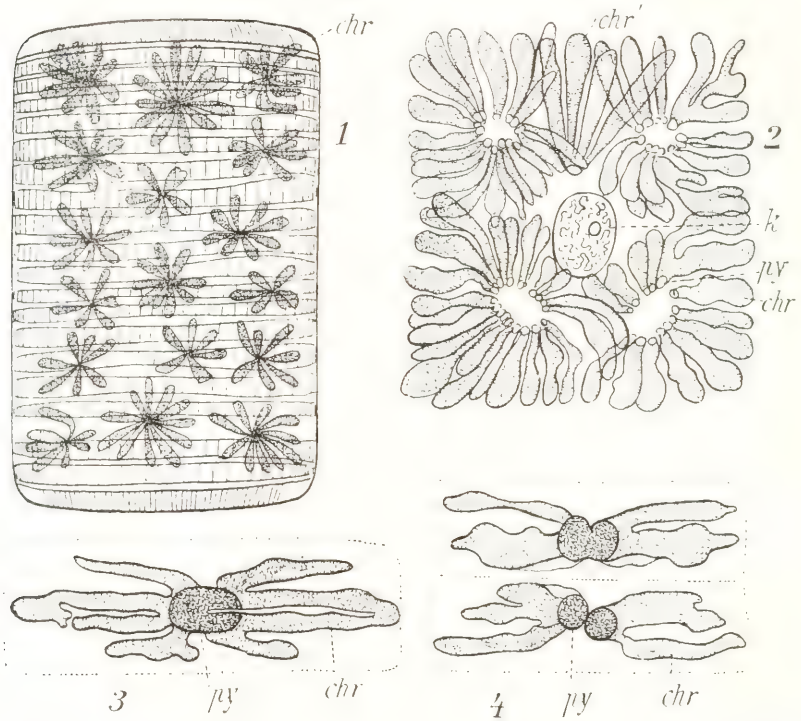


Fig. 506 n. G. KARSTEN. *1 Rhabdonema arcuatum;* ganze Zelle, vergr. *2* Stück aus derselben, stärker vergr. *3, 4* Chromatophoren von *Grammatophora marina* n. Entfernung der Zellwände usw. durch Flußsäure. Bezeichnungen wie üblich.

einem großen Pyrenoid versehen ist (Fig. 506, *3*). Teilt sich das Chromatophor, so wird der Mittellappen mitsamt dem Pyrenoid einfach zerschnitten (Fig. 506, *3*), sodaß also immer ein Stück des letzteren dem Tochterchromatophor zugeteilt wird. Von dem zentralen Teil, in welchem das Pyrenoid liegt, geht dann auch die Ergänzung des halbierten Chromatophors aus.

An diese schließt sich leicht Striatella unipunctata (Fig. 507). SCHMITZ zeigte, daß hier beiderseits des Kernes in der flachen Zelle je ein Chromatophor mit halbkugeligem Mittelstück liegt, von dem letzteren gehen zahlreiche Bänder sternförmig aus. An der Basis jedes Bandes liegt ein

Pyrenoid. Die Halbsterne können gelegentlich in Viertelsterne zerfallen, ja es isolieren sich Teilstücke, welche nur 1—3 Strahlen usw. enthalten.

Dieses Verhalten führt dann direkt hinüber zu demjenigen der Rhabdonemen.

Diese besitzen keilförmig-lappige Chromatophoren, welche sternförmige Gruppen bilden und natürlich auch an der Spitze der Keile je ein Pyrenoid führen. Rhabdonema minutum enthält nur einen solchen Stern in jeder Zelle, Rhabdonema arcuatum (Fig. 506, *1*, *2*) aber deren mehrere. Karsten hat sicher recht, wenn er je eine Sterngruppe auf ein einheitliches Chromatophor zurückführt, das später zerschnitten wurde.

Die Strahlen können sich vermehren, indem sie von außen einreißen und schließlich auch das Pyrenoid zerteilen. Neue Rosetten entstehen, indem sich ein Keilstück aus einem alten Stern herausschiebt und dann (Fig. 506, *2 chr.*[1]) wiederholt mitsamt dem Pyrenoid der Länge nach teilt.

Bei den Gattungen und Arten, bei welchen der Hohlraum der Zelle durch Septen gekammert ist, passen sich die Chromatophoren dieser Kammerung häufig an, indem sie in die verschiedenen Räume Lappen entsenden.

Solche Anpassung an den Zellenbau ist aber ganz besonders auffallend bei den Surirellen. Wir schilderten den Bau dieser Diatomee in **1**, 98 und erinnern jetzt daran, daß in die vier geflügelten Kanten Kanäle (Fig. 508) eindringen, welche die Verbindung mit der Raphe herstellen.

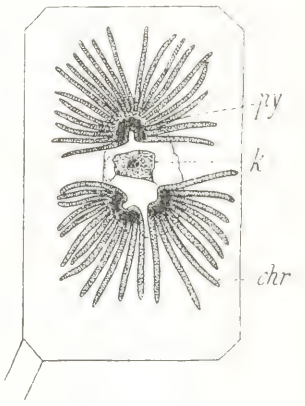


Fig. 507. *Striatella unipunctata* n. Schmitz.

Das Chromatophor besitzt ein **H**-förmiges Mittelstück, welches im optischen Längsschnitt (Fig. 508, *2*) leicht erkannt wird. Vor den beiden Schalen verbreitert sich dann das **H**-Stück zu breiten Platten, welche auf die Gürtelseiten übergreifen und hier in unregelmäßige Lappen (Fig. 508, *1*) gespalten sind. An der Umbiegungsstelle der Chromatophoren, d. h. vor den Flügeln *fl* der vierseitigen Zelle sind nun den ersteren Reihen von Zapfen aufgesetzt, von denen je einer in einen der hier vorhandenen Flügelkanäle eindringt (Fig. 508, *1*, *3*).

Nachzutragen ist noch, daß die Verbindung des **H**-Stückes mit den wandständigen Platten nicht so einfach ist, wie es nach dem oben Gesagten scheinen möchte. Doch braucht das alles um so weniger erörtert zu werden, als aus Fig. 508, *3* das Wesentliche erkennbar ist. Pyrenoide sind reichlich in den einzelnen Lappen des Chromatophors zu finden, sie wurden in der Zeichnung nicht mit berücksichtigt.

Nach allem erreichen die Komplikationen im Aufbau der Chromatophoren bei den Diatomeen mindestens denselben Grad wie bei den Desmidiaceen.

Die Chromatophoren der Phaeophyceen, Phaeoplasten genannt, wechseln in ihrer Ausgestaltung fast ebenso wie diejenigen der Chlorophyceen. Es kann zunächst nicht überraschen, daß einfache Platten in Einzahl wiederkehren wie bei Ulothrix und Ulva, das ist z. B. der Fall bei Scytosiphon, Ralfsia usw. Statt der einzelnen Platte treten bei Ectocarpus-Arten 2—3—4 auf, und in dieser Gattung führen Übergänge hinüber zu einer Vielzahl von gerundeten platten- bis linsenförmigen Phaeoplasten einerseits und zu fast abenteuerlich gezackten und mehr oder weniger

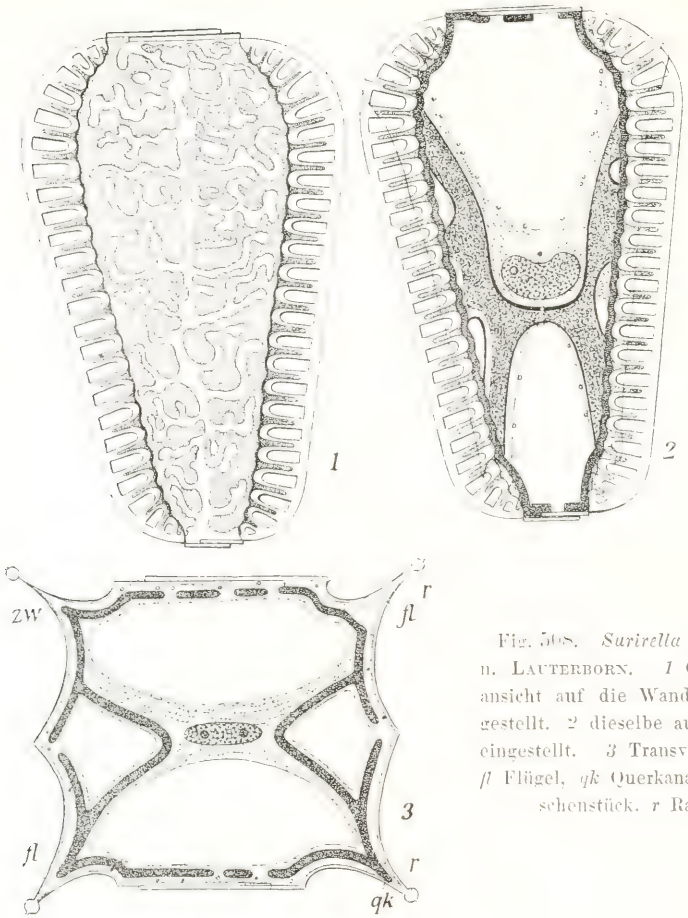


Fig. 508. *Surirella calcarata* n. LAUTERBORN. *1* Gürtelbandansicht auf die Wandfläche eingestellt. *2* dieselbe auf die Mitte eingestellt. *3* Transversalschnitt. *fl* Flügel, *qk* Querkanal, *zw* Zwischenstück, *r* Raphe.

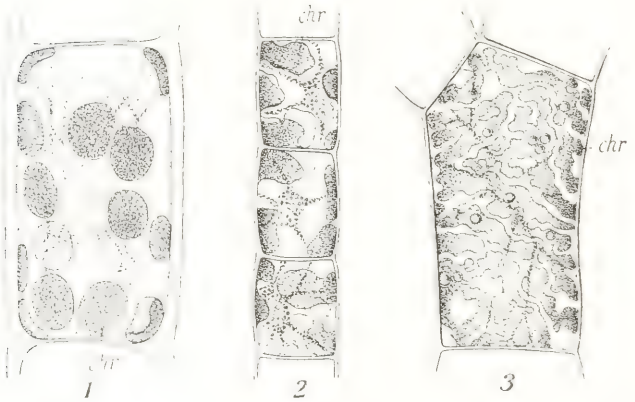


Fig. 509. Phaeophyceen-Chromatophoren n. REINKE. *1 Pilayella varia*. *2 Leptonema fasciculatum*. *3 Ectocarpus aretus*.

verzweigten Gebilden andererseits. Die Figur 509 demonstriert das besser als lange Beschreibungen. In den letzteren Fällen ist natürlich die Zahl der Chromatophoren gering, und ferner ist hervorzuheben, daß in der nämlichen Zelle nicht alle gleichgestaltet sind, sondern daß (Fig. 509, 3) Form und Größe wechseln kann; trotzdem bleibt der Typus für jede einzelne Spezies gewahrt. Pyrenoide sind nicht überall vorhanden. Über das Vorkommen dieser oder ähnlicher Gebilde soll später berichtet werden.

Diese von Spezies zu Spezies bunt wechselnden Gestalten finden sich aber vorzugsweise bei den Ectocarpeen, fast alle übrigen Phaeophyceen, speziell die Sphacelarien, die Laminariaceen, Dictyotaceen, Cutleriaceen und Fucaceen sind fast ausnahmslos im Besitze kleiner linsenförmiger Chromatophoren, wie die höheren Gewächse auch.

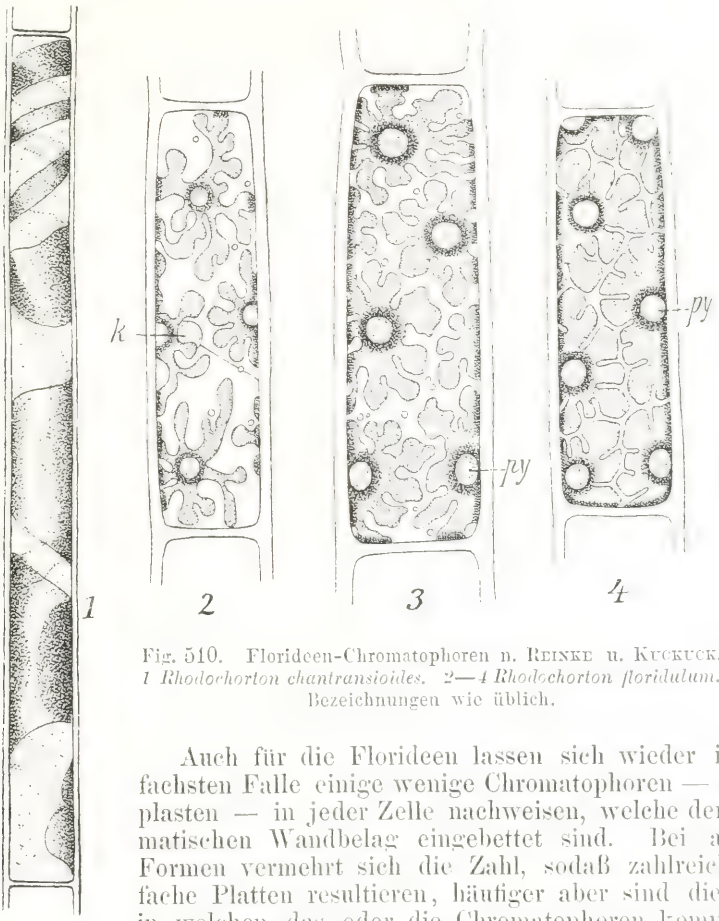


Fig. 510. Florideen-Chromatophoren n. Reinke u. Kuckuck.
1 Rhodochorton chantransioides. 2—4 Rhodochorton floridulum.
Bezeichnungen wie üblich.

Auch für die Florideen lassen sich wieder im einfachsten Falle einige wenige Chromatophoren — Rhodoplasten — in jeder Zelle nachweisen, welche dem plasmatischen Wandbelag eingebettet sind. Bei anderen Formen vermehrt sich die Zahl, sodaß zahlreiche einfache Platten resultieren, häufiger aber sind die Fälle, in welchen das oder die Chromatophoren komplizierte Gestalten, gezackte und gezähnte Umrisse, Lappen, Einschnitte usw. aufweisen. Als Beispiel kann Rhodochorton dienen.

Rhodochorton chantransioides besitzt 1—2 bandförmige Chromatophoren, welche (Fig. 510, *1*) spiralig angeordnet sind, fast wie bei Spirogyra, nur ist alles weniger regelmäßig, und die Breite des Bandes ist auch nicht überall konstant. Rhodochorton membranaceum Magnus führt sodann

zackig-lappige Rhodoplasten. Sie erinnern an diejenigen mancher Ectocarpeen oder Diatomeen, und hier wie dort bemerkt man nicht selten, daß die Lappen des einen in die Buchten des anderen eingreifen.

Rhodochorton floridulum endlich besitzt, wie Fig. 510 zeigt, ebenfalls stark lappig eingeschnittene Chromatophoren. Die Lappen aller strahlen hier von einem zentralen Mittelstück aus, das ein schönes Pyrenoid führt.

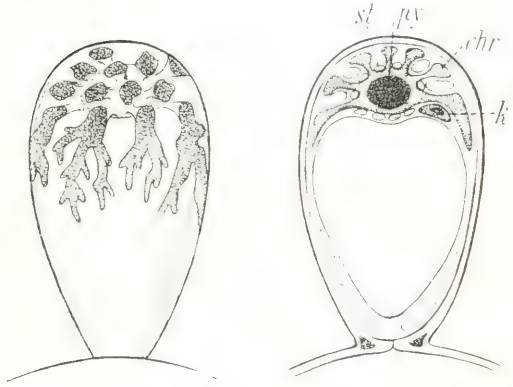


Fig. 511. Zellen der *Helminthocladia* n. Schmitz. *chr* Chromatophor, *py* Pyrenoid, *k* Kern, *st* »Stärke«.

Im allgemeinen scheinen die Pyrenoide bei den Florideen nicht gerade sehr verbreitet zu sein, besonders fehlen sie meistens bei denjenigen Formen, welche wir als die höheren zu betrachten gewohnt sind, dagegen sind sie nach Schmitz fast regelmäßig vorhanden bei den Nemalieen und ihren Verwandten, sowie bei den Bangiales.

Bei manchen Nemalieen kommen dann auch sternförmige Rhodoplasten zur Ausbildung, welche z. B. bei Helminthocladia stark an Zygnema erinnern. Fig. 511 gibt Zellen aus der äußersten Rindenschicht dieser Alge wieder, die sich ja aus Fäden aufbaut. In denselben wird das Chromatophor leicht erkannt. Von einem Zentrum strahlen allseitig Arme aus, und diese gehen an ihren peripheren Enden in mehr oder weniger zerschlitzte Lappen über.

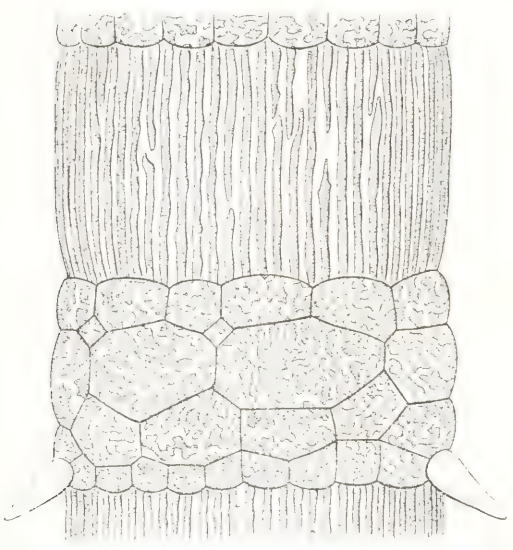


Fig. 512. Stück eines *Ceramium*-Sprosses n. Schimper.

Die Gestalt der Chromatophoren ist keineswegs in allen Zellen des gleichen Individuums konstant, abgesehen von den in embryonalen oder alternden oder ganz spezifisch ausgebildeten Zellen vorkommenden Formen, wechseln auch die Gestalten der fraglichen Organe in den schlechthin als vegetative zu bezeichnenden Teilen. Speziell bei den Florideen fällt das auf, und mancher wäre kaum geneigt, die in Fig. 510, *2—4* wiedergegebenen Rhodoplasten der nämlichen Pflanze zuzuschreiben. Solche Differenzen sind bedingt — und darauf ist zurückzukommen — durch verschiedene Beschattung resp. Belichtung einzelner Organe, oder durch sonstige äußere Einflüsse. Aber auch sogenannte innere Ursachen können bewirken, daß

die Gestalt der Chromatophoren in verschiedenen Zellen wechselt. Ich verweise auf Ceramium (Fig. 512). Die Zellen der Knoten führen nicht unwesentlich anders gestaltete Rhodoplasten als diejenigen der Internodialzellen, die der ersteren sind unregelmäßig lappig, die der letzteren langgestreckt, meist bandförmig. Ähnliche Beispiele gibt es mehrere. Es ist ziemlich deutlich, daß sich die Chromatophoren in ihrem Wachstum demjenigen der Zellen anpassen.

Solche individuelle Abänderungen, wie sie auch bei manchen Desmidiaceen Lütkemüller vorkommen, mögen sie von außen induziert oder als »innere« gegeben sein, haben nun die Frage nahegelegt, wie weit die Gestalt der Chromatophoren konstant für die Spezies und damit ein Mittel zur Unterscheidung der Arten, Gattungen usw. sei. Ich meine, die Antwort sei ziemlich klar zu geben. Wie bei den höheren Gewächsen die Blattgestalt innerhalb einer Spezies variiert, wie auch Stellungs- und Lagenänderungen der Spreite vorkommen, ohne daß der wesentliche Typus des Ganzen verloren ginge, so können auch die Chromatophoren der Algen zwar etwas abweichend erscheinen unter äußeren Bedingungen und inneren Ursachen, trotzdem aber bleibt der Typus erhalten, und wie das Blatt eines der Merkmale ist, welches so gut wie regelmäßig zur Diagnose hinzugenommen wird, so gehören auch die Chromatophoren mit in dieselbe hinein. *Chromatophoren als Artmerkmal.*

Wir können den Vergleich fortspinnen: Nicht bei allen Gattungen und Arten bieten die Blätter gute diagnostische Merkmale. An ihren Blättern allein kann man zwar viele Pflanzen als Gräser erkennen, aber die Unterscheidung der Gattungen und Spezies nach diesen wird wohl unmöglich. Ebenso wird man Derbesia und Bryopsis, Chara und Nitella, wie auch die einzelnen Arten dieser Gattungen nicht immer nach den Chromatophoren unterscheiden (s. jedoch Ernst), während es andererseits sehr leicht ist, Ulothrix, Microspora, Conferva nach ihren Chromatophoren zu diagnostizieren (Schmitz) und fernerhin die Vorkeime der Batrachospermen von den echten Chantransien zu trennen.

Im allgemeinen bedarf es bei den höheren Formen, wie Laminarien und Fucaceen und in der Regel bei den weit gegliederten Florideen nicht auch noch der Chromatophoren zu einer brauchbaren Diagnose, wohl aber wird die Frage akut für die niederen Gruppen, speziell für die ein- und wenigzelligen Formen, bei welchen eine weitgehende innere Gliederung den Mangel der äußeren ersetzt.

Für diese Fälle sind die Chromatophoren — natürlich nach sorgfältiger Abwägung aller Faktoren, welche eine vorübergehende Formänderung bedingen — tatsächlich diagnostisch ungemein wertvoll. Diese Einsicht hat für die Conjugaten seit langer Zeit Platz gegriffen und kommt speziell in de Bary's Werk über diese Gruppe zum Ausdruck (s. a. Elfving). Das gilt unbeschadet des von Lütkemüller geführten Nachweises, daß gelegentlich einmal individuelle Abweichungen in der Gestalt der Chromatophoren als konstante Merkmale angesehen wurden.

Für die Diatomeen hat zwar schon vor längerer Zeit Pfitzer die Chromatophoren als wertvolles diagnostisches Hilfsmittel bezeichnet und angewandt, auch van Heurck hat darauf hingewirkt, allein die echten »Diatomeenforscher« sind ihm darin leider nicht gefolgt und werden das auch kaum tun solange die unglückliche »Methode« besteht, nach welcher die Pflänzchen auf Glasplatten angetrocknet ins »Herbar« gelegt werden und dann zur Beobachtung gelangen; da bleibt freilich nur die Schalenstruktur übrig. Man entschließe sich doch endlich, lebende oder gut konservierte

Materialien zu studieren, und man wird zu vollkommeneren Unterscheidungen und Diagnosen gelangen. Daß dies auch für die Diatomeen möglich ist, zeigen Karsten's Untersuchungen, in welchen die Pleurosigmen nach den Chromatophoren zweifellos richtig gruppiert werden, und Karsten betont ganz besonders, daß dieselben zur Unterscheidung von Arten resp. Artengruppen wertvoll seien.

Karsten's Angaben haben sehr rasch eine Bestätigung und Ergänzung in den Untersuchungen von Emma Ott und von Mereschkowsky gefunden. In den Arbeiten dieser Forscher tritt wiederum das Chromatophor und dessen Teilungen als diagnostisches Merkmal sehr scharf in den Vordergrund, sei es zur Charakterisierung von Gattungen, von Gruppen oder von Arten. Und wenn vielleicht in dieser Richtung bisweilen etwas zu weit gegangen wird, so bleibt das Gute: die eingehende Berücksichtigung der Farbstoffträger, doch immer anzuerkennen.

Demgegenüber ist ein Einwand Mitrophanow's belanglos, welcher sich auf den Umstand stützt, daß unter Einwirkung der Außenwelt ev. Umlagerungen im Chlorophyllapparat erfolgen. Für einen sorgfältigen Beobachter, das betone ich nochmals, wird es kaum Schwierigkeiten haben, das Konstante auch in diesem Falle herauszuerkennen.

Das, was wir soeben für Diatomeen und Desmidiaceen erörtert, gilt natürlich auch für nicht wenige andere Familien, so sind z. B. die Chromatophoren der Chlamydomonaden, Protococcaceen usw. ein sehr wertvolles Erkennungszeichen der Arten, ja in gewissen Fällen geben sie uns die Möglichkeit, große Verwandtschaftskreise zu charakterisieren. Ich erinnere nur daran, daß für uns der Chromatophorenbau mit ein Grund war, die Ulotrichaceen, Ulvaceen, Chaetophoreen und Coleochaeten als Verwandte anzusprechen.

Wenn nun in großen und kleinen Verwandtschaftskreisen die Chromatophoren von kleinen Linsen bis zu großen Platten abändern, so erhebt sich die Frage: welches ist die ursprüngliche Form? In gewissen Fällen, z. B. bei einer Reihe von Siphonocladiaceen, ließ sich die Antwort schon geben; die Herleitung von einer relativ einfachen Platte ist so gut wie sicher. Aber in anderen Fällen sind die genetischen Beziehungen der Formen zueinander so unklar, daß vorläufig Sicheres kaum zu sagen ist.

Schimper hat geglaubt, die einzelnen Plattenchromatophoren als den Ausgangspunkt für die übrigen komplizierteren sowohl als auch für die zahlreichen kleinen ansehen zu müssen, indem er besonders darauf hinweist, daß bei vielen höheren Algen, z. B. den Vaucherien, den Fucaceen, den Charen usw. Linsenchromatophoren vorkommen, während die niedersten Gruppen einfache Platten führen. Und ebenso weist er darauf hin, daß in den höheren Klassen des Pflanzenreichs die kleinen Chloroplasten ausschließlich vorkommen. Die Auffassung ist plausibel, aber der Schluß immerhin nicht zwingend, ganz abgesehen davon, daß vorläufig wohl für einzelne Gattungen usw. eine besondere Beurteilung Platz greifen muß.

Man wird Schimper entgegenhalten, daß schon bei der Keimung von Conjugaten (Genicularia, Spirotaenia nach de Bary), die in der Zygote noch kleinen, kurzen Platten zu langen Bändern auswachsen, und wird ferner darauf hinweisen, daß in allen Vegetationspunkten die Chromatophoren kleine rundliche Gebilde darstellen. Gilt auch hier der Satz, daß jugendliche Organe den ursprünglicheren Zustand demonstrieren, so müßten wir genau den entgegengesetzten Schluß ziehen als derjenige ist, welchen Schimper zog.

Doch ich glaube, diese Frage ist überhaupt noch nicht spruchreif.

In den Geweben der komplizierter gebauten Algen erfahren die Chromatophoren je nach der Funktion der Einzelzellen Veränderungen, welche denjenigen höherer Pflanzen analog sind. Freilich so weitgehend wie bei den letzteren sind die Metamorphosen kaum. *Umwandlungen.*

In den Scheitelzellen der Dictyoten, Sphacelarien, Callithamnien, Griffithien usw. sind die Farbstoffträger als gefärbte linsenförmige Körperchen ziemlich leicht erkennbar; in anderen Fällen lassen sie sich schwerer nachweisen, z. B. in den fast farblosen Scheitelzellen der Polysiphonien, Ceramien und der Charen (Schmitz); immerhin gelingt das, weil auch diese Chromatophoren noch immer ein wenig gefärbt sind. Eigentliche Leukoplasten dürften in den Scheiteln von Algen kaum jemals vorkommen.

Von diesen Chromatophoren der teilungsfähigen Regionen leiten sich dann natürlich alle anderen Organe gleicher Art in den ganzen Algengeweben her, und es ist fast selbstverständlich, daß die im Scheitel kugel- oder linsenförmigen Körper späterhin die unregelmäßigere und kompliziertere Form annehmen, die für die einzelnen Spezies so häufig charakteristisch ist.

Die Chromatophoren, welche in die inneren Gewebe gelangen, büßen ihre Farbe durchaus nicht immer ein. Bei Chorda, Desmarestia u. a. fanden wir ja in den zentralen Teilen Zellen, welche durch reichliche Mengen von Chromatophoren recht intensiv gefärbt sind, in anderen Fällen freilich erscheinen die Markzellen u. a. sehr blaß; dann sind zwar farbige Chromatophoren zugegen, aber diese sind im Verhältnis zur Zellengröße so wenig zahlreich, daß sie völlig in den Hintergrund treten. Oft werden sie, nach Schmitz, erst bemerkt, wenn in den Zellen Teilung einsetzt.

Fast das gleiche führen die Autoren für die so häufigen hyalinen Haare wie auch für Rhizoiden an. Bei Ectocarpus, Elachistea, Chaetophora und vielen anderen werden stets vereinzelte Chromatophoren in den scheinbar farblosen Haarzellen gefunden.

Leukoplasten, welche als solche Stärke oder ähnliche Substanz bilden könnten, wird man danach nicht sehr häufig zu erwarten haben; immerhin werden solche angegeben. Darbishire findet sie im Mark und auch in den Haftfäden von Phyllophora; sie lassen hier Scheibchen entstehen, welche die Reaktionen der »Florideenstärke« geben.

In recht alten Gewebeelementen, die nicht mehr teilungsfähig sind, sowie auch in manchen Haaren, z. B. denjenigen von Fucus, von vielen Florideen usw. vermißt man die Chromatophoren: sie sind degeneriert, und in gewissen Fällen ließ sich direkt verfolgen, daß die fraglichen Gebilde »immer farbloser und undeutlicher werden«. Das Plasma scheint sie zu resorbieren.

Aus den bislang angeführten und den eingehenden Untersuchungen von Schmitz und Schimper folgt aber auch für die Algen dasselbe wie für die höheren Pflanzen: die Chromatophoren entstehen nur durch Teilung. *Teilungen.*

Diese vollzieht sich vielfach in Form einer einfachen Durchschnürung, wie bei höheren Pflanzen; die anfänglich noch zusammenhängenden Teilstücke rücken auseinander und damit wird auch der letzte Verbindungsfaden, der übrigens gelegentlich noch stark gedehnt werden kann, zerrissen. In anderen Fällen aber findet Schmitz keine vorgängige Einschnürung, sondern die Masse des Chromatophors wird ohne eine solche direkt zerschnitten oder zerrissen. Beide Modi der Teilung gehen indes in einander über und können sich sogar in derselben Zelle neben- oder nacheinander

abspielen. Besonders im zweiten Falle wird nach Schmitz bei Beginn der Teilung, dort wo die Trennung erfolgen soll, eine fibrilläre Struktur sichtbar. Die Fibrillen zerreißen später und damit ist die Trennung vollendet. Die letzteren Beobachtungen von Schmitz konnte freilich Schimper nicht ganz bestätigen; am lebenden Material sind Fibrillen nicht sichtbar und es wäre schon möglich, daß Schmitz wenigstens zum Teil Produkte der Fixierungsmittel vor sich hatte.

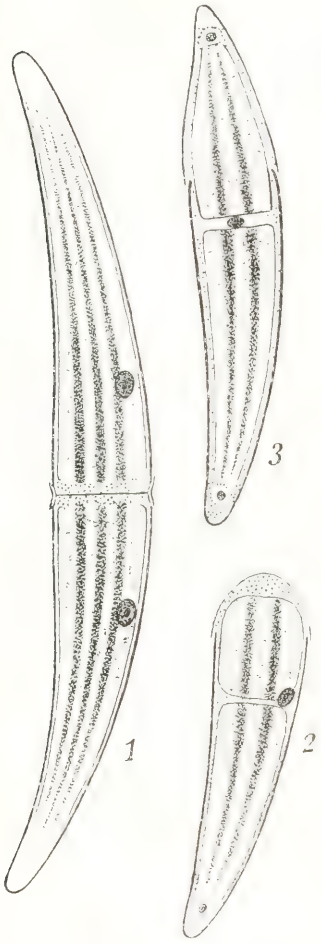


Fig. 513. *1—3 Closterium moniliferum.* Zellteilung n. Alfr. Fischer. (Die Figuren sind nach Lütkemüller nicht ganz genau. Die alten Schalen greifen über die jungen.)

Die Anwesenheit von Pyrenoiden kompliziert die Teilung natürlich, doch lassen sich leicht in dieser Richtung zwei Typen unterscheiden: entweder wird das Pyrenoid mit dem Chromatophor zusammen direkt zerschnitten (manche Diatomeen), oder aber die Pyrenoide vermehren sich selbständig, rücken auseinander, und erst dann setzt die Teilung in der einen oder anderen Form ein (Desmidiaceen usw.).

Aus allen in dieser Richtung angestellten Beobachtungen läßt sich nicht der Schluß ziehen, daß die Pyrenoide den Anstoß zur Teilung des Farbstoffträgers geben, ja man wird zweifeln, ob ein solcher allein vom Chromatophor ausgeht. Das gesamte Spiel der Kräfte in den Zellen wird wohl auch seine Wirkung auf die Farbstoffträger nicht verfehlen.

Im einzelnen verläuft Teilung und Ergänzung der in Rede stehenden Organe natürlich recht mannigfaltig: wir zeigen nur an einigen Beispielen, wie die Sache sich abzuspielen pflegt.

Handelt es sich um rundliche Chromatophoren, so ist darüber wenig zu sagen, und auch die einfachen Platten bedürfen kaum der Erwähnung, desgleichen braucht auf Spirogyra nur kurz hingewiesen zu werden. Interkalares Wachstum der Chlorophyllbänder mit Bevorzugung der Enden verlängert dieselben, darauf folgt Querteilung, dann erneutes Wachstum im gleichen Sinne.

Eigenartiger ist schon Penium interruptum: dieses besitzt in jeder Zellhälfte einen Chloroplasten, aus radiären Platten zusammengesetzt, wie bei Cosmarium. Längst vor Beginn der Zellteilung wird jeder derselben durch einen Querriß in Hälften zerschnitten, die etwas auseinander rücken. Nun erst erfolgt die Zellteilung, und das eine Ende des zunächst gerade abgeschnittenen Chromatophors braucht nur, der neuen Wand entsprechend, ein wenig auszuwachsen. Damit ist der Vorgang dann erledigt.

Etwas anders verläuft der Prozeß nach Alfr. Fischer bei Closterium. Hier bleibt, wenigstens in der Regel, das Chromatophor einer jeden Zell-

hälfte bis zur Scheidewandbildung ungeteilt (Fig. 513, *1*), dann aber wird das ganze strahlige Plattensystem quer durchschnitten, und es resultieren (Fig. 513, *2*) zwei völlig ungleiche Teile, zwischen welche der Zellkern einwandert. Nunmehr wächst der (in der Figur untere) spitze Teil des Chlorophyllkörpers zu seiner normalen Größe heran und schiebt gleichsam den Zellkern und den anderen, stumpfen Chromatophorkegel vor sich her. Dieser letztere aber wächst in die neugebildete Zellhälfte unter vollständiger Veränderung seiner Form ein (Fig. 513, *3*).

Einen anderen Typus stellt Cosmarium dar; hier wachsen die beiden in einer Zellhälfte vorhandenen Chloroplasten in die neuen Zellabschnitte gleich nach deren Hervorwölben ein, die neuen Lappen vergrößern sich immer mehr, die Pyrenoide werden zerteilt (Fig. 514, *2*), und erst ganz am Schluß, wenn die jüngere Hälfte ihre volle Größe erreicht hat, zertrennt ein Querriß die Farbstoffträger.

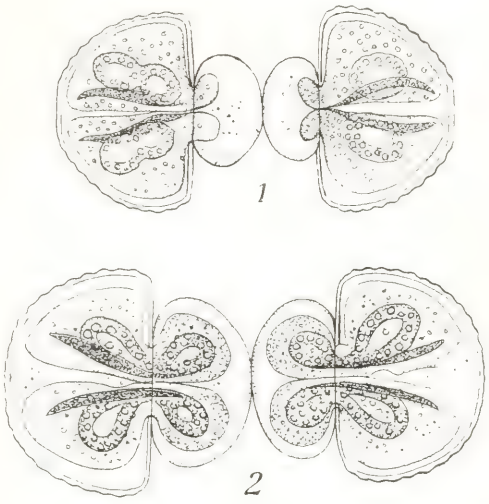


Fig. 514 n. DE BARY. *Cosmarium Botrytis* Menegh. Teilungsstadien.

Wieder etwas anders müssen sich die sternförmigen Chromatophoren z. B. bei Zygnema verhalten. Auch hier hat die junge Zelle nur einen Farbstoffträger. In diesem teilt sich das Pyrenoid; gleichzeitig und auch noch später wird die Zahl der Sternstrahlen vermehrt, bis endlich zwischen den beiden Schwesterpyrenoiden hindurch die Teilung erfolgt. Die Strahlen vermehren sich wohl meistens durch Längsspaltung und rücken dann auseinander. Ob in diesem, wie in anderen Fällen, aus dem zentralen Stück neue Radien herauswachsen können, vermag ich nicht ganz zu übersehen.

Die Vorgänge bei der Diatomee Striatella dürften sich, wie aus Fig. 507, S. 101 ersichtlich, an die bei Zygnema anschließen, und für andere Diatomeen, z. B. für Grammatophora (Fig. 506, S. 100), gilt ähnliches, nur wird dort das Pyrenoid gleichzeitig mit dem Chromatophor zerschnitten, und von dieser Schnittlinie aus regeneriert sich nach KARSTEN der Farbstoffträger.

Daran schließen sich dann Rhabdonema und ähnliche. Bei diesen schiebt sich, wie schon auf S. 101 erwähnt, aus dem Strahlensystem eines Sternes ein Strahl heraus und wird nun durch fortgesetzte Längsspaltung wieder zu einem vollständigen Sternkörper. Auch hier wird das Pyrenoid stets gleichzeitig mit dem eigentlichen Farbstoffträger zerteilt.

Diatomeen wie Pleurosigma, Navicula, Pinnularia legen ihre beiden Chromatophoren, wie wir sahen, dem Gürtelband an (Fig. 515, *1*, *2*). Vor der Teilung wandert je eins derselben auf je eine Schalenseite. Nun folgt die Zellteilung und die Neubildung der erforderlichen Schalen an den Tochterzellen. Während dieser Zeit wird das Einzelchromatophor jeder jungen Zelle quer durchschnitten (Fig. 515, *3*), und alsbald schieben sich die

beiden Chromatophorenhälften schräg aneinander vorbei (Fig. 515, *4*). Damit verknüpft sich später eine Wanderung der Hälften auf die Gürtelbandseiten (Fig. 515, *5*) und eine Ergänzung zur normalen Form. So schildern Emma Ott und Mereschkowsky in Ergänzung älterer Angaben die Vorgänge.

Gattungen, bei welchen die erwachsene Zelle nur ein Chromatophor beherbergt, verhalten sich natürlich etwas anders. Betrachten wir Surirella (Fig. 77, **1**, 118), so wird hier das Chromatophor bei der Zellteilung durch die neue Wand zerschnitten, und alsdann erfolgt Regeneration des verlorenen Stückes in besonderer Weise. Darüber möge man bei Pfitzer, Karsten, Lauterborn und E. Ott nachlesen.

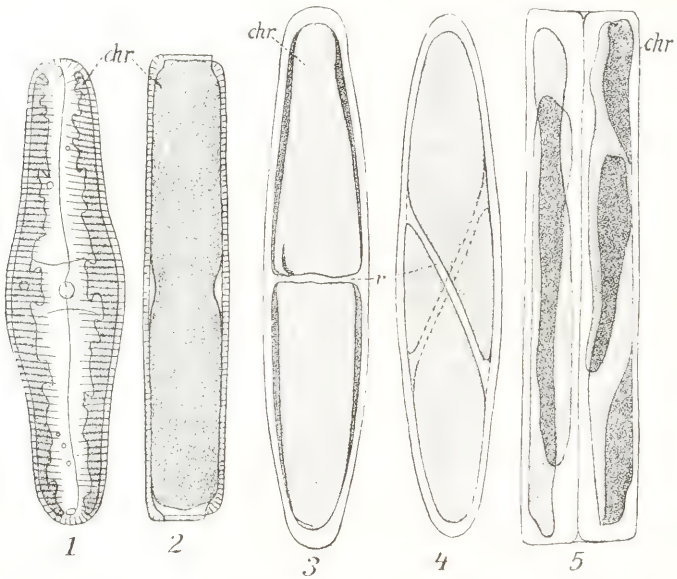


Fig. 515 n. Ott. Chromatophoren und deren Teilung bei *Pinnularia*. *1* Schalen-, *2* Gürtelbandseite der ungeteilten Zellen. *3*, *4* Teilung und Verschiebung der Chromatophoren (*chr*) von der Schalenseite. *5* Verschiebungen vom Gürtelband aus gesehen. *r* Riß.

Gattungen mit einem, aber einfachen Chromatophor, wie Cymbella, Gomphonema, Epithemia, erfahren ebenfalls eine Zerschneidung des Farbkörpers bei der Zellteilung, doch ist die Ergänzung desselben natürlich entsprechend einfacher.

Übersehen wir noch einmal das soeben Mitgeteilte, so ergibt sich fast von selbst, daß die Chromatophoren wachsen können durch überall gleichmäßig neu aufgenommene Substanz, daß aber auch vielfach eine lokale Förderung einsetzt. Das war schon bei Spirogyra bemerkbar, ist noch auffälliger bei Cosmarium und Closterium und muß im wesentlichen auch statthaben dort, wo die kleinen Linsen der Ceramiaceen u. a. sich zu stark gelappten Organen ausgestalten.

Ob im Gegensatz zur Teilung auch eine Verschmelzung von Chromatophoren erfolgt, ist nicht so ganz sicher zu sagen. Wir haben darüber auf S. 67 gesprochen.

b. Die Pyrenoide.

Mit diesem Namen bezeichnete Schmitz kugelige oder linsenförmige Gebilde, welche an bestimmten Stellen den Chromatophoren vieler Algen eingelagert sind. Sie schienen ihm gleichsam Kerne der Chromatophoren darzustellen.

Die fraglichen Organe liegen als farblose Masse in die Chromatophorensubstanz eingebettet, allseitig von ihr umschlossen; das gilt nach neueren Angaben Mereschkowsky's auch von Diatomeen. Sie bestehen natürlich aus »Eiweißsubstanz«, die indes von derjenigen des Chromatophors und anderer plasmatischer Organe verschieden ist. Demgemäß werden sie mit vielen der in der mikroskopischen Technik üblichen Fixierungsmittel (Alkohol, Jod, Pikrinsäure, Sublimat, vom Rath's Gemisch usw.) fixiert und durch eine große Zahl von Farbstoffen gefärbt. Im allgemeinen eignen sich dazu Anilinfarben (Eosin, Fuchsin usw.), während Hämatoxylin und Karmin häufig versagen sollen. Überhaupt ist nach Schmitz die Tingierbarkeit der Pyrenoide bei verschiedenen Algen sehr verschieden.

Auf Grund der Färbungserscheinungen und mancherlei Reaktionen glaubte Schmitz die in Rede stehenden Körper zu dem Nuklein in nahe Beziehungen bringen zu müssen, allein Schimper hat das wohl mit Recht bestritten, schon die Reaktion mit 10%iger Kochsalzlösung ist nicht die gleiche; weder durch diese, noch durch Sodalösung werden sie nach Arthur Meyer bei Spirogyra merklich verändert, und Overton zeigte für Gonium, daß die Pyrenoide in konzentrierter Essigsäure löslich sind, auch wenn sie vorher in Alkohol fixiert waren. Das aber sind beides Reaktionen, welche den Nukleinen nicht zukommen.

Auch über die Form der Pyrenoide gehen die Meinungen auseinander. Schmitz erklärt sie für Gebilde, welche Kugel- oder Linsenform haben, oder, z. B. bei Euglena, ein Paar plankonvexer Linsen darstellen, welche mit ihren flachen Seiten gegeneinander gekehrt sind. Ihm gegenüber geben Arthur Meyer und Schimper an, daß die Pyrenoide bei Bryopsis, Cladophora, Ulothrix usw. Kristalloide seien, welche nicht doppelbrechend sind, ohne freilich zu leugnen, daß in anderen Gruppen nicht-kristallinische Pyrenoide vorkommen können. Die angegebenen Differenzen lösen sich vielleicht durch Klebahn's Angabe, wonach (bei Oedogonium) die Kristalloide von einer farblosen Masse eingehüllt sind. Dasselbe gibt Hieronymus für Dicranochaete an (**1**, 172). So liegt der Schluß nahe, daß die Kristalloide nur Einlagerungen in das eigentliche Pyrenoid darstellen.

Die genaue Beantwortung solcher Fragen ist deswegen nicht gleichgültig, weil sie in nahe Beziehung zu der Frage nach der Entstehung der Pyrenoide gebracht werden muß.

Schmitz gibt sehr präzis an, daß die Pyrenoide sich durch eine Einschnürung vermehren, welche bald gleiche, bald etwas ungleiche Teile liefert; auch nicht wenige andere Autoren berichten ähnliches, z. B. gibt Chmielevsky an, daß sich die fraglichen Teile der Spirogyren besonders in der Abenddämmerung reichlich teilen; Klebahn findet bei der Keimung der Zygoten von Cosmarium deutliche und scharf hervortretende Einschnürungen der Pyrenoide, und besonders auffallend ist der Prozeß bei Diatomeen. Man vergleiche nur Fig. 506 auf S. 100: das Pyrenoid wird genau so zerschnitten wie das Chromatophor selbst.

Dem gegenüber stehen Angaben von Schimper, die vielleicht auf eine Neubildung hinauslaufen. Speziell bei Bryopsis findet er, daß die Chloroplasten sich vor der Teilung strecken, und daß nun, etwas entfernt vom

ersten, ein zweites, zunächst kleines Pyrenoid bemerkbar wird, welches bald zur normalen Größe heranwächst. Wenn dann das Chromatophor durchschnürt wird, erhält jede Hälfte ihr Pyrenoid. Das gilt nach SCHIMPER nicht für alle, aber doch für eine Anzahl von Algen. Mir scheint, es sei nicht ausgeschlossen, daß SCHIMPER die von KLEBAHN erwähnte Masse um das Kristalloid übersah, und so wäre es schon möglich, daß auch hier das Pyrenoid sich teilt und dann einen neuen Kristall bildet. Die Sache bedarf der Nachprüfung.

Damit ist nun freilich eine Neubildung von Pyrenoiden bei anderen Algen nicht ausgeschlossen. SCHMITZ gibt eine solche für Nemalion, Helminthocladia und andere Florideen an. Nun könnten wenigstens die Organe jener Gruppe denen der Grünalgen nicht gleichwertig sein, deshalb sei betont, daß auch bei den letzteren solche Vorgänge nach den Angaben verschiedener Autoren bemerkt werden: speziell dann, wenn es sich um Bildung von Fortpflanzungszellen handelt. STRASBURGER sah die Pyrenoide bei der Schwärmerbildung von Cladophora schwinden (S. 27), KLEBS fand eine Auflösung während desselben Prozesses bei Chlamydomonas und Hydrodictyon, und er zeigte auch, daß sie wieder auftreten, wenn die fraglichen Zellen heranwachsen; OVERTON sah ähnliches. Ein Verlust der Pyrenoide tritt auch ein bei der Bildung der kleinen männlichen Gameten von Bryopsis, Sphaeroplea usw.; hier aber erben die Weibchen solche von der Mutterpflanze.

Der Neubildung von Pyrenoiden bei Hydrodictyon steht ein Verlust bei Botrydium gegenüber. KLEBS gibt an, daß junge Pflanzen solche besitzen, alte nicht. Ob die Außenwelt einen Einfluß darauf ausübt, ist unsicher; nachgewiesen aber ist von DILL (**1**, 139), daß sich die Pyrenoide von Chlamydomonas-Arten in der Kultur vermehren können, und von KLEBS wurde umgekehrt gezeigt, daß die Körperchen bei Hydrodictyon in Dunkelkulturen zu kleinen Pünktchen zusammenschrumpfen, während sie bei geeigneter Ernährung groß und glänzend werden. ERNST sah ähnlich die Pyrenoide von Derbesia bei Kultur in mäßigem Lichte schwinden; bei guter Beleuchtung wurden sie wieder gebildet. SERBINOW endlich beschreibt eine pyrenoidlose Rasse der Chlamydomonas stellata, die sonst mit den fraglichen Organen begabt zu sein pflegt.

Was in letzter Instanz die Pyrenoide sind, läßt sich vorderhand nicht mit Sicherheit sagen. Nach SCHMITZ sind die fraglichen Gebilde Teile der Chromatophoren selbst, kleine Abschnitte derselben, in welchen eine besondere, spezifische Pyrenoidsubstanz in mehr oder minder großer Menge abgelagert ist . Ist solche sehr reichlich vorhanden, dann erscheinen die Pyrenoide glänzend, ist sie in geringer Menge gegeben, dann wird die Auffindung schwer. Ausgeschlossen ist aber offenbar nicht, daß jene Masse in gewissen Fällen und zeitweilig von den Chromatophoren ganz resorbiert wird. Ist das alles richtig, dann wird man wohl die Pyrenoide am ersten den Vakuolen an die Seite stellen, die sich ja doch auch wohl bald neu bilden, bald durch Teilung vermehren können. Man degradiert damit allerdings die Pyrenoide zu Gebilden, die auch in ihrer Teilung wesentlich vom Chromatophor abhängig sind. Ob das zulässig ist, muß die Zukunft lehren.

Was nun das Vorkommen der Pyrenoide betrifft, so sind dieselben wohl bei allen Algengruppen vertreten, andererseits aber ist kaum eine Algenfamilie zu nennen, in welcher nicht auch pyrenoidlose Formen vorkämen, hat doch PALLA eine pyrenoidlose Conjugatengattung beschrieben, aus einer Familie also, die sonst durch ihre typische Pyrenoidausbildung auffällt.

Ebenso ist die Gattung Chloromonas (1, 139) wohl die einzige Chlamydomonade, die eines solchen Organes entbehrt.

Bei den übrigen Chlorophyceen sind pyrenoidlose Gattungen und Arten sogar ziemlich häufig, z. B. unter den Pleurococcen, den Ulotrichaceen u. a., während die Oedogoniaceen und Coleochaeten die fraglichen Organe wohl meistens führen. Die Siphoneen besitzen zum Teil (Bryopsis usw.) schön entwickelte Körper dieser Art, bei anderen, oft nahe verwandten (Codium) fehlen dieselben ebenso wie bei der höher stehenden Vaucheria. Die Flagellaten besitzen sie wohl meistens, und wenn man Euglena zu ihnen hinzurechnen will, finden sich in dieser Gattung einzelne Spezies mit typischer Ausbildung der Pyrenoide, während letztere bei den Spezies zu fehlen scheinen, welche zahlreiche kleine Chloroplasten beherbergen. Die Diatomeen sind reichlich mit Pyrenoiden versehen, doch fehlen sie auch bei vielen Formen.

Die Bangiaceen besitzen (immer?) Pyrenoide und ebenso führt solche nach Schmitz die ganze Gruppe der Nemalieen. Nach dem gleichen Autor sollen sie sämtlichen höheren Florideen fehlen. Ganz zutreffend dürfte das indes kaum sein, denn z. B. Rhodochorton zeigt sie nach Kuckuck (Fig. 510, S. 103) noch recht hübsch, vielleicht auch noch einige andere Arten der »höheren« Familien.

Unter den Phaeophyceen sind genau die gleichen Organe wie in den übrigen Algengruppen nicht sicher nachgewiesen. Tatsächlich fehlen sie allen Laminarien, Sphacelariaceen und Fucaceen, ebenfalls vielen Ectocarpeen. Dagegen fand schon Schmitz an Arten aus dem Kreise des Ectocarpus confervoides Roth, welche mit reich gegliederten Chromatophoren versehen sind, Körper, die Kuckuck als Pyrenoide bezeichnete. Solche sind auch bei Haplospora erkennbar. Die genannten Autoren finden, daß die fraglichen Gebilde plankonvex oder schüsselförmig gestaltet sind und mit der flachen oder hohlen Seite den Chromatophoren an derjenigen Seite ansitzen, welche nach dem Zellinnern gekehrt ist. Ein Stielchen, welches Berthold an diesen Körpern bemerkte, konnte Kuckuck nicht auffinden, ebensowenig sah er eine Loslösung derselben von den Chromatophoren, wie das Schmitz beschrieben hatte. Die Körperchen sehen einem beschalten Pyrenoid recht ähnlich, geben aber keine Stärkereaktion. Trotzdem erhielten sie von Schmitz den Namen Phaeophyceenstärke. Mancherlei Zweifel über die Natur dieser Gebilde sollen noch im Kapitel über die Assimilate zur Sprache kommen.

Die Pyrenoide der Diatomeen und der Florideen sind, soweit die einzelnen Formen solche überhaupt besitzen, ohne nennenswerte resp. nachweisbare Umhüllung. Die entsprechenden Organe der Ectocarpeen usw. sind überhaupt noch nicht hinreichend untersucht, und so weiß man nur für die Chlorophyceen sicher, daß die Pyrenoide eine Beschalung besitzen, die, wie allbekannt, aus Stärke besteht. Die Masse der letzteren hängt natürlich von Ernährungsverhältnissen ab. Demgemäß können die Schalen unter gewissen Bedingungen fehlen resp. in der Kultur beseitigt werden, im allgemeinen aber werden sie an den Arten, welche überhaupt solcher Bildungen fähig sind, nicht vermißt, sobald diese unter normalen Verhältnissen gedeihen.

Die fraglichen Stärkemassen sind, das hat besonders Schmitz betont, nicht dem Pyrenoid als solchem eingelagert, sondern sie finden sich in der Substanz des Chromatophors, welche die hohlkugelige Schicht der Stärkekörnchen noch in dünner Lage innen auskleidet und so von dem Pyrenoid selbst trennt.

Nach außen hin ist die Stärkemasse ebenfalls vom Chromatophor umgeben, und es kommt nach Schmitz nicht selten vor, daß die Substanz desselben sich zu einer Art Umhüllungsschicht verdichtet. Jedoch ist diese keine konstante Erscheinung, nicht einmal in ein und derselben Spezies.

Die Stärkehülle um die Pyrenoide ist aus einer mehr oder weniger großen Zahl von kleinen Stärkekörnern zusammengesetzt, deren Trennung durch zwischengelagerte Chromatophorensubstanz meistens erkennbar bleibt, bisweilen aber erscheinen die Körnchen mit einander »verwachsen«, d. h. dicht verklebt.

Die Entstehung der Hülle aus getrennten Körnchen läßt sich unschwer verfolgen; wenn man entstärkte Algen unter geeigneten Bedingungen der Beobachtung unterwirft, dann treten nach Schmitz zuerst runde Körnchen von einander isoliert auf, später aber wachsen sie und platten sich durch Druck gegen einander ab (Fig. 516, *1*).

Teilung des Pyrenoides bedingt auch natürlich Teilung und partielle Neubildung der Stärkehülle. Wie Fig. 516 zeigt, rücken bei Teilung des Pyrenoides die Stärkekörner häufig ein wenig auseinander (Fig. 516, *2*),

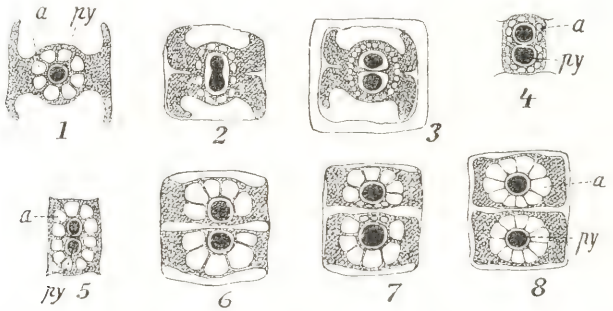


Fig. 516. *Hyalotheca mucosa* n. Schmitz. Teilung der Chromatophoren und Pyrenoide (*py*) mit den umgebenden Stärkemassen (*a*).

dann wird (Fig. 516, *3*) der Chloroplast zerschnitten und, wenn nun an der Schnittstelle das Chromatophor wächst, werden dort neue kleine Stärkekörnchen gebildet, welche späterhin heranwachsen, so daß nunmehr wieder eine komplete Hülle vorhanden ist (Fig. 516, *5—8*).

Von Interesse ist es nun, daß vielfach die Stärkebildung nicht auf die Pyrenoide beschränkt ist, sondern daß Stärkekörner auch unabhängig von diesen an scheinbar beliebigen Orten eines Chloroplasten ausgeschieden werden. Das ist bei überlichteten Spirogyren leicht zu beobachten, und ebenso sind bei Cladophora, Hydrodictyon, Oedogonium, Protosiphon, Pyramimonas u. a. Stärkemassen von den Pyrenoiden weit entfernt durch Schmitz, Schimper, Klebs, Dill u. a. konstatiert worden. Fig. 492, S. 94 zeigt dieses für Oedogonium ohne weiteres. Der häufigste Fall ist wohl der, daß zuerst Pyrenoidstärke ausgeschieden wird, und daß die Stromastärke nach dieser auftritt, ja häufig wird letztere erst gebildet, wenn das lebhafte Wachstum aufhört oder gelinde Störungen eintreten. Doch ist das durchaus nicht regelmäßig, denn Schmitz gibt an, daß manche Protococcoideen zuerst Stromastärke und darauf erst Pyrenoidstärke entwickeln.

Die Verschiedenheit von Pyrenoid- und Stromastärke in ihrem physiologischen Verhalten wird wohl am besten durch die Beobachtungen von

Klebs an Hydrodictyon, wenn zunächst auch nur für einen speziellen Fall, illustriert. Die Stromastärke entspricht hier offenbar im wesentlichen der Stärke in höheren Pflanzen, ihre Bildung, Speicherung und Auflösung hängt ziemlich direkt von Ernährungsverhältnissen ab, das eine wie das andere erfolgt verhältnismäßig leicht. Demgegenüber ist die Pyrenoidstärke schwer beweglich, sie tritt sehr zeitig auf, wird erst bei längerem Aufenthalt der Algen im Dunkeln angegriffen und verschwindet normalerweise wohl nur bei der Bildung von Fortpflanzungszellen. Ganz ähnliches fand Dill bei Chlamydomonas. Wodurch diese und manche andere Unterschiede im Verhalten der beiden Stärkesorten bedingt sind, mag dahingestellt sein. Näheres ist bei Klebs nachzusehen, welcher noch speziell darauf hinweist, daß Pyrenoid- und Stromastärke chemisch doch wohl identisch sind.

Die bei pyrenoidlosen Algen, z. B. Charen usw., auftretende Stärke wird wohl der Stromastärke anderer Formen analog gesetzt werden müssen.

Schmitz spricht nun mehrfach, gerade bei kleinen pyrenoidlosen Chromatophoren, von einem »Aufbrauchen« der letzteren bei der Stärkebildung, auch Ernst läßt die Chloroplasten des Dichotomosiphon (**1**, 323) sich in Stärke umwandeln. Ich glaube zunächst kaum, daß das wörtlich zu nehmen ist; die Stärkekörner werden wohl so groß, daß sie den umhüllenden Chloroplasten zu einer dünnen Schicht dehnten, die nicht mehr ohne weiteres sichtbar ist.

Die Bildung von Stärke im Stroma und neben den Pyrenoiden mag frappieren. Schimper weist nun darauf hin, daß ja sehr wohl überall Pyrenoidsubstanz im Stroma verteilt sein könnte. Das klingt ja plausibel, allein man sieht dann nicht recht ein, weshalb sich Pyrenoid- und Stromastärke physiologisch so verschieden verhalten.

c. Die Struktur der Chromatophoren.

Die Chlorophyllkörper und die verwandten Gebilde sind, darüber ist wohl kein Zweifel, »lebendige Organe des lebenden Plasmas«. Sie bestehen bekanntlich aus einem Stroma, welches, selber farblos, den grünen Farbstoff in sich enthält. Durch Behandlung mit Lösungsmitteln (Alkohol usw.) können die Farbstoffe entfernt, das Stroma aber farblos beobachtet werden. Letzteres besteht in erster Linie aus Eiweißsubstanzen, von welchen aber naturgemäß bislang nicht zu sagen ist, wie weit sie sich vom Eiweiß der übrigen Zellen unterscheiden, oder wie weit sie mit ihm übereinstimmen.

Ist es nun schon schwierig, bei den Phanerogamen usw. über den feineren und feinsten Bau der Chlorophyllkörper ins Reine zu kommen, so wird das für die Algen noch prekärer, weil fast immer das gesamte Chromatophor als eine homogene Masse erscheint, in welcher auch die besten Objektive nur ausnahmsweise eine Struktur andeuten. So bleibt vorläufig nur der Vergleich mit den höheren Pflanzen übrig und die Annahme, daß im wesentlichen überall der Aufbau der gleiche sei.

Trotz manchen Widerspruches von seiten Schmitz's und anderer scheint mir A. Meyer's und Schimper's Auffassung das weitaus meiste für sich zu haben, nach welcher in Hohlräume (Vakuolen) des farblosen Stroma minimale, zähflüssige, grüne Massen (Grana) eingelagert sind. Bei den Algen wären dann die Grana so klein und so zahlreich, daß sie mit unseren heutigen Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik nicht wahrgenommen werden können. Für diese Annahme spricht die von Schmitz zuerst konstatierte Tatsache, daß bei Spirogyra majuscula eine sehr feine, granuläre

Struktur wahrgenommen wird, ferner auch der Umstand, daß eine ziemlich große Zahl von Fixierungsmitteln bei Algen und bei höheren Pflanzen an den Chromatophoren durchaus ähnliche Bilder hervorrufen, indem sie überall ein schwammig-poröses Aussehen zutage fördern. Läßt dieses auch keine sicheren Rückschlüsse auf den wahren Aufbau im Leben zu, so macht es doch die Übereinstimmung wahrscheinlich.

Übereinstimmung herrscht auch in einem weiteren Punkte: Der grüne Farbstoff ist nicht selten am Rande der Chromatophoren gehäuft, während er gegen die Mitte derselben spärlicher erscheint. So sind die Chloroplasten von Spirogyren oft am Rande dunkler als in der Mitte, genau so wie das nach Schimper an Chlorophyllkörpern von Farnprothallien wahrgenommen wird.

Nach Schmitz, Schimper u. a. sind die Phaeo- und Rhodoplasten der entsprechenden Algengruppen für unsere Hilfsmittel durchaus homogen, für sie gilt also auch wohl die obige Überlegung in gleicher Weise.

Eine Frage ist natürlich, wo sich der rote und braune Farbstoff der Phaeo- und Rhodophyceen befindet. An die Chromatophoren ist er ebenso gebunden wie der grüne. Da die fraglichen Substanzen aber ganz andersartige Löslichkeitsverhältnisse aufweisen, auf die wir noch zurückkommen, hat Hansen angenommen, daß diese Massen nicht in den Meyer'schen Grana lägen, sondern daß vielmehr das Stroma mit diesen wasserlöslichen Farbstoffen getränkt sei. Die Annahme ist diskutabel, aber nicht erwiesen, schon deswegen nicht, weil meines Wissens noch niemand eine für diese Hypothese verwendbare mikroskopische Wahrnehmung machte.

Außer der granulären Struktur treten nun aber unter gewissen Bedingungen noch andere Zeichnungen auf: an den Chloroplasten von Bryopsis kennt man seit Rosanoff zwei Streifensysteme, welche vom Pyrenoid aus annähernd radiär verlaufen. Da aber die Streifen etwas gebogen sind, bald rechts, bald links, resultiert aus der Schneidung der beiden Systeme eine Areolierung. Ähnliche, wenn vielleicht auch etwas einfachere Zeichnung fand Klebs an Euglena-Chromatophoren. Diese Strukturen aber sind im Leben kaum sichtbar, sie treten erst auf, wenn man die Bryopsis- oder Euglena-Zellen in Wasser zerdrückt, oft auch schon, wenn ein vorübergehender Druck auf die nicht dauernd geschädigte Zelle ausgeübt wird. Schimper erhielt analoge Resultate an Chlorophyllkörpern höherer Pflanzen. Er hebt aber, wie auch Schmitz, wohl mit Recht hervor, daß man vorläufig diese Bilder wohl als pathologische ansehen muß, entstanden durch Quellung usw. der intakten Organe. Wie weit sie imstande sind, uns weitere Aufschlüsse über den wahren Bau der Chromatophoren zu geben, ist vorläufig unsicher.

Das Stroma der Chromatophoren ist keineswegs eine völlig starre Masse, sie ist beweglich, und es ist kaum zweifelhaft, daß sie selbst die Fähigkeit zu Gestaltsänderungen besitzt, ohne daß dabei das Cytoplasma mithelfen müßte. »Ob aber diese aktive Beweglichkeit ausreicht, um eine vollständige Ortsveränderung der Chromatophoren innerhalb der Zelle herbeizuführen, dürfte wohl mit Recht zweifelhaft erscheinen«, sagt wohl sehr richtig Schmitz, der mit Stahl, Klebs, de Vries u. a. diese Dinge verfolgte. Freilich reichen die vorliegenden Beobachtungen nicht aus, um Schmitz' Auffassung exakt zu erweisen.

Am auffallendsten sind die von außen induzierten Formänderungen, und deshalb mag auf diese schon hier kurz hingewiesen sein. Bei intensiver Besonnung ziehen sich nach Stahl die verlängerten, gewöhnlich fast spindelförmigen Chromatophoren der Vaucherien annähernd zu Kugeln

zusammen, die Platten des Mesocarpus werden zu wurmförmigen Körpern, die Sternchromatophoren von Micrasterias und Zygnema kontrahieren die strahligen Fortsätze usw.

Klebs sah, wie sich die Chloroplasten der Euglena unter Einwirkung von gewissen Salzen usw. gegen die Zellmitte zurückzogen, und de Vries beschreibt Verkürzungen nebst Verschiebungen der Spirogyra-Bänder, ohne daß der Turgor der Zellen gelitten hätte. Die zuletzt erwähnten Veränderungen wurden im Winter gefunden, sie beruhten wohl auf den Wirkungen niederer Temperatur. Ähnliche Angaben finden sich auch sonst in der Literatur.

Seltener sind Mitteilungen über spontane Umrißänderungen. Schmitz erwähnt, daß er solche bei Melosira gefunden habe. Auch bei den Spirogyren dürften autonome Veränderungen an den Lappen der Chlorophyllbänder nicht selten sein.

d. Die Farbstoffe der Chromatophoren

zu behandeln, ist für die Algen nicht minder dornenvoll als für höhere Pflanzen. Bezüglich der grünen Algen können wir uns freilich unter Hinweis auf Czapek's Zusammenstellung und auf die dort gegebene Literatur kurz fassen; denn niemand wird bezweifeln, daß das Chlorophyll der Algen im wesentlichen dasselbe sei, wie das der Angiospermen usw. Als Begleiter des grünen tritt auch in unserer Gruppe unzweideutig ein gelber Farbstoff (Xanthophyll auf, der mit dem Karotin wenigstens der Hauptsache nach identisch ist. Bei den echten Chlorophyceen nur in geringer Menge geboten, macht sich das Karotin bei den Heterocontae schon stärker bemerkbar, es veranlaßt hier eine gelbgrüne Färbung der Chromatophoren und bedingt auch weiterhin das Umschlagen jener Nüancen in blaugrün, sobald man anorganische Säuren einwirken läßt. Bohlin (**1**, 18) sieht in dieser Reaktion ein charakteristisches Merkzeichen der Heterocontengruppe.

Nichts anderes als Karotin ist aber nach Zopf auch der Farbstoff, den Cohn bei seiner gründlichen Bearbeitung des Haematococcus (**1**, 139) mit dem Namen Hämatochrom belegte, den Rostafinski später studierte, und der in zahllosen Arbeiten Erwähnung findet (s. a. Czapek). Das Hämatochrom alias Karotin färbt sich mit Jod, wie auch mit Eisenchlorid dunkelblaugrün (s. z. B. Klebs), mit Salz-, Schwefel- und anderen Säuren tiefblau. Die Substanz bedingt z. B. die Färbung der Euglena sanguinea, der Haematococcen und vieler ähnlicher Formen; sie ist reichlich vorhanden bei den verschiedenfarbigen Chroolepideen, sie ist die Ursache der Rotfärbung des Augenfleckes beweglicher Algenzellen nicht minder wie die der roten Zygoten und Dauerzellen in allen Regionen des Chlorophyceenreiches. Sicher ist freilich nicht, ob immer ein und dasselbe, oder ob mehrere, wenig verschiedene Karotine vorliegen.

Dort wo Öle und Fette gegeben sind, wie in den Zygoten oder in Chroolepuszellen, wird das Hämatochrom in diesen gelöst, in anderen Fällen erscheint es als feste Masse mit und ohne Beziehung zu den Chromatophoren. Einzelheiten sind mir, und ich glaube auch anderen, nicht klar.

Zu übersehen ist auch bislang wohl kaum, wie weit Chlorophyll das Material zur Bildung des Karotins liefert. Nur soviel scheint sicher, daß ersteres niemals ganz verschwindet, denn Engelmann konnte dasselbe auch in scheinbar rein gelben Zygoten sowohl spektroskopisch als auch physiologisch nachweisen.

Einer etwas ausführlicheren Besprechung als die grünen scheinen mir *Florideen.* die andersfarbigen Algen zu bedürfen. Bekannt ist längst, daß die Florideen leicht einen roten Farbstoff abgeben, welcher in Wasser löslich ist.

Rosanoff hat bereits alles Wesentliche darüber angegeben, später haben Reinke u. a. die Prozesse von neuem studiert. Vorbedingung für das Austreten des Farbstoffes ist Tötung der Zelle, mag diese nun durch Alkohol, siedendes Wasser, Quetschung, durch Ätherdämpfe, durch andere Gifte oder durch sonstige unkontrollierbare Schädigungen erfolgen. In diesen Fällen tritt der rote Farbstoff langsam aus den Chromatophoren in den Zellsaft, während die ersteren rein grün werden. Weiterhin diffundiert das Phycoerythrin, wie der Farbstoff seit Kützing heißt, in das umgebende Wasser und kann so in Lösung gewonnen werden. Natürlich geht die Sache rascher, wenn man die frischen Pflanzen in der Reibschale bearbeitet.

Die wässerige Lösung fluoresziert orange und zeigt dann einen Farbenton, der wohl am besten mit mennigrot verglichen werden kann. Dieselbe Fluoreszenz tritt natürlich auch an den Algen selbst auf, wenn sie absterben, sie rührt aber nicht bloß von dem geröteten Zellsaft her, sondern auch von den getöteten Chromatophoren, welche anfänglich noch einen Teil des Phycoerythrins enthalten. Getrocknete Florideen fluoreszieren auch dann nicht, wenn sie vorher diese Erscheinung vorübergehend zeigten. Festes Phycoerythrin fluoresziert also nicht, und Reinke schließt daraus, daß der rote Farbstoff auch in fester Form in den lebenden Chromatophoren gebunden sei. Das erscheint einleuchtend. Jedenfalls ist er in den lebendigen Organen in anderer Bindung vorhanden als nach dem Abtöten.

Die nach Abgabe des Phycoerythrins grün werdenden Rhodoplasten enthalten, das ist nach Hansen so gut wie sicher, dasselbe Chlorophyll, welches auch den anderen Algen zukommt. Auch der überall beigemengte gelbe Farbstoff, das Xanthophyll, ist nachweisbar.

Nach vergeblichen Versuchen verschiedener Autoren ist es Hansen und besser noch Molisch geglückt, das Phycoerythrin in Kristallen zu erhalten, indem sie Florideen in eine 10%ige Kochsalzlösung brachten oder den wässerigen Auszug mit Alkohol fällten resp. mit Magnesium- oder Aluminiumsulfat aussalzten. Die erhaltenen Kristalle (gleichbedeutend mit dem von Cramer, Klein u. a. beschriebenen Rhodospermin), dem hexagonalen System angehörig, erwiesen sich als quellbar, sind demnach Kristalloide. Nicht bloß hieraus, sondern auch aus den üblichen mit Erfolg vorgenommenen Reaktionen konnte auf die Eiweißnatur des gewonnenen Körpers geschlossen werden, welcher wohl dem Hämoglobin nahe steht. Von der Vorbehandlung hängt es ab, ob diese Kristalloide dauernd in Wasser löslich bleiben.

Die Lösung verliert ihre Fluoreszenz bei 70—78° und nimmt violette Töne an. Im Licht zersetzt sie sich. In den Zellen der Florideen, welche rein rot zu sein pflegen, wie Delesseria, Nitophyllum usw., ist vielleicht das Phycoerythrin der einzige Farbstoff neben dem Chlorophyll und Phycoxanthin, bei anderen aber und auch bei den Bangiales dürfte noch ein blauer Anteil hinzukommen. Noll zeigte wenigstens, daß man bei Bangia fusco-purpurea einen blauen Farbstoff erhält, wenn man die Pflanze durch Erwärmen auf 50—70° tötet. Dann erzielt man eine Trennung von Chlorophyll und Phycoerythrin, die beide im festen Zustande resp. an feste Körper gebunden neben einander in den Zellen liegen. Daneben aber erscheint der blaue Farbstoff in Lösung und diffundiert hinaus. Da gelöstes Phycoerythrin beim Erhitzen in Violett übergeht, ein Umschlag, der vielleicht noch durch die Salze in den Zellen befördert wird, kann man mit Hansen vielleicht einige Einwände gegen Noll's Versuche erheben; ich glaube aber doch, daß er mit der Annahme eines blauen Farbstoffes im

Recht ist. Noll hebt dann auch hervor, daß sich aus dem skizzierten Versuchsresultat die mannigfaltige Färbung der Bangien erklären lasse, indem bald alle drei Farben, bald nur Grün und Blau, bald nur Grün und Rot kombiniert sein könnten.

Mag man nun auch die Bangiales nicht in die Florideen einreihen, so wird man doch wohl die unendlich wechselnde Färbung der letzteren ähnlich erklären müssen. Wenn z. B. Dudresnaya oder Lomentaria kaliformis einen violetten Schimmer haben, so verdanken sie das vermutlich geringen Beimengungen eines blauen Farbstoffes, wenn die Batrachospermen gelegentlich fast spangrün wie Oscillarien erscheinen, so wird in ihnen eine analoge Substanz erheblich dominieren (s. auch Nebelung); wenn endlich Chondrus, Gigartina u. a., ferner Furcellaria und sein Doppelgänger Polyides tiefviolett bis braun gefärbt sind und Lemanea vollends in braunschwarze Färbung übergeht, so darf man annehmen, daß wohl neben jenem violetten Farbstoff noch ein brauner existiert — und tatsächlich hat Deckenbach (siehe Gaidukov) gezeigt, daß aus Chondrus ein hellbrauner Farbstoff zu gewinnen ist.

Alle diese Farbstoffe können gelegentlich einmal auf ein Minimum reduziert sein, und dann erscheinen auch Florideen fast grün. Das ist z. B. der Fall, wenn Gigartina Teedii nahe der Oberfläche wächst.

Wie weit die erwähnten roten und blauen Farbstoffe mit einander verwandt sind, ist bislang nicht zu sagen. Da nach Gaidukov die roten Ceramien u. a. durch NaOH blau werden, könnte man vielleicht daran denken, daß in den erwähnten Fällen auch bei lebenden Pflanzen ein Teil des Phycoerythrins in blaue Substanz übergehe.

Von Interesse ist nun, daß auch bei grünen Algen neben dem Chlorophyll und Karotin andere Farbstoffe vorkommen können, die mit dem Florideenrot identisch oder nahe verwandt sind. Hansen fand, daß Bryopsis disticha einen roten Farbstoff enthält, welchen man durch Auskochen mit Wasser erhalten und durch Alkohol in Kristallaggregaten niederschlagen kann. Das spricht allerdings für Phycoerythrin, und so würde auch erklärlich, daß die etwas unrein grüne Färbung mancher Bryopsis-Arten durch Erwärmung in eine normale Nuance überführt werden kann. Ein roter Farbstoff tritt ferner bei Bryopsis auf, wenn die Spermatozoiden gebildet werden. Er findet sich dann deutlich in den großen Vakuolen der Fiederzweiglein. Ob er mit dem von Hansen gefundenen identisch ist, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

Auch bei den braunen Gattungen Taonia und Dictyota konnte Hansen Florideenrot in geringen Mengen demonstrieren.

Dagegen ist der rote Farbstoff der Palmella cruenta nach Phipson ein besonderer — das »Palmellin«.

Phaeophyceen. Die Phaeophyceen besitzen, wie besonders Hansen zeigte, ebenfalls Chlorophyll, begleitet von Xanthophyll (Karotin?), daneben aber kommt, analog dem Phycoerythrin, ein wasserlöslicher brauner Farbstoff (das seit Millardet bekannte Phycophaein) vor, das Gaidukov Phycochrom nennt. Der Autor gewann es durch Extraktion getrockneter und gepulverter Braunalgen; Schütt stellte eine Lösung desselben Körpers durch Ausziehen frischen Materiales mit warmem Wasser dar. Die konzentrierten Lösungen sind rotbraun, die dünneren dagegen gelb; bei Dictyota fluoreszieren sie (nach Gaidukov) sicher grün, bei anderen Algen vielleicht auch. Schütt's Material bestand in Fucus, Ascophyllum und Desmarestia von Helgoland; die Algen waren tiefbraun. Algen aus der Ostsee (Laminaria, Desmarestia), welche heller, gelb oder auch olivgrün

aussahen, gaben eine weit geringere Ausbeute. Danach darf man wohl annehmen, daß der Farbenton, der ja auch bei Phaeophyceen mannigfach wechselt, in erster Linie abhängig ist von der Menge des gebildeten Phycophaeins, wie wir das ganz ähnlich bei den Florideen bezügl. des Phycoerythrins vermuten konnten.

Die chemische Zusammensetzung des Phycophaeins ist vorläufig unklar. Dasselbe wird aus der wässerigen Lösung durch Alkohol gefällt, ist aber im übrigen meines Wissens nicht rein gewonnen worden.

Wie die Florideen, werden auch die Phaeophyceen grün in dem Moment, wo die Zellen getötet werden. Besonders leicht erfolgt das beim Einbringen in Alkohol, heißes Wasser usw., oder, wie REINKE zeigte, im Ätherdampf.

Die grüne Färbung schwindet, wenn man die getöteten Algen trocknet. Das stimmt wieder mit den Erscheinungen an den Florideen überein, ob aber die Prozesse genau die gleichen sind, möge dahingestellt sein.

Diatomeen. Flagellaten. Ganz ähnliches wiederholt sich nun offenbar bei Diatomeen, Dinoflagellaten und Chrysomonaden. Das geht aus den Angaben von KRAUS und MILLARDET, von ASKENASY, SORBY, MILLARDET, SMITH, NEBELUNG, SCHÜTT, GAIDUKOV, CORRENS u. a. hervor. Überall Chlorophyll mit Xanthophyll und außerdem ein wasserlöslicher, etwa brauner Farbstoff. Dieser aber dürfte nicht überall derselbe sein. Das Diatomin der Bacillariaceen weicht doch wohl von dem Farbstoffe der Ectocarpeen ab, ist aber nach CORRENS identisch mit dem Farbstoffe der Naegeliella: GAIDUKOV's Phycochrysin aus Chromulina ist jedoch wieder etwas Besonderes, und das Phycopyrrin (SCHÜTT) der Peridineen hat offenbar ebenfalls eine abweichende Zusammensetzung. Der Farbenton ist auch unzweideutig in der letzterwähnten Gruppe anders als bei Diatomeen usw.

Gerade bei den eben behandelten niederen Formen wird auch häufig die Identität des Chlorophylls mit dem der Phanerogamen angezweifelt. Ob mit Recht?

Wie weit die behandelten und hergestellten Farbstoffe zu einander in genetischer Beziehung stehen, ist nicht leicht zu sagen. Karotin und Chlorophyll sind chemisch sehr verschieden von einander, und so weisen PFEFFER u. a. mit Recht darauf hin, daß der eine dieser Körper erst durch ziemlich tiefgreifende Veränderungen in den anderen übergehen könne. Vielleicht steht es etwas anders mit Chlorophyll und Phycoerythrin. Sind beide, wie SCHUNCK und MARCHLEWSKI s. CZAPEK bezüglich des ersteren, MOLISCH bezüglich des letzteren behaupten, mit dem Hämoglobin verwandt, so wäre eine Umsetzung des einen in den anderen schon leichter verständlich, aber damit wäre immer noch nicht erwiesen, daß das Phycoerythrin, wie PRINGSHEIM wollte, eine einfache Modifikation des Chlorophylls ist.

Über das Phycophaein usw. muß das Urteil ausgesetzt werden, bis einigermaßen brauchbare chemische Daten über dasselbe vorliegen.

Wenn alle jene Farbstoffe durch Behandlung mit Säure oder Alkali in Farben übergeführt wurden, die einander ähnlich sind, wie GAIDUKOV hervorhebt, so ist damit vorläufig auch kaum viel gewonnen.

Ebensowenig wie über das Vorstehende kann ein sicheres Urteil dermalen gewonnen werden über die Art, wie die verschiedenen Farbstoffe im Chromatophor gebunden sind. Wir haben keine genügende Vorstellung davon, wie weit beim Töten der Zellen, beim Extrahieren usw. Umsetzungen herbeigeführt werden, und übersehen z. B. gar nicht, inwieweit auch scheinbar harmlose Mittel, wie Äther oder Alkohol, Druck auf die Zellen usw., direkt wirken, oder indirekt, indem sie durch Tötung der

Zellen den Säuren und Salzen des Zellsaftes den Weg zu den Chromatophoren öffnen.

Immerhin herrscht heute die wohl im allgemeinen richtige Vorstellung, daß fundamentale Zersetzungen in den Farbstoffen nicht vor sich gehen; die Meinungen differieren aber doch insofern, als die einen glauben, es liege ein einfaches Gemenge vor, während die anderen vermuten, daß die verschieden gefärbten Körper durch »farblose« Atomgruppen verkettet seien.

Den weitestgehenden Ausdruck hat die erstere Auffassung in der schon oben erwähnten Hypothese Hansen's gefunden, wonach das Phycoerythrin das Stroma selbst durchtränkt, während das Chlorophyll in dessen Hohlräumen sitzt. Hansen hat diese und ähnliche Auffassungen zu demonstrieren versucht, indem er z. B. in einander gesetzte Bechergläser verschiedener Größe außen mit Fuchsin-, innen mit Chlorophyllösung oder auch mit frischen Blättern füllte. Ähnliches demonstrierte Noll. Außerdem trug Noll die verschiedenen Farben auf einen Kreisel auf und erzielte durch Drehung die in natura ebenfalls gegebene Mischfarbe.

Völlig beweisend sind alle diese Versuche kaum, und ihnen steht die namentlich von Reinke betonte Tatsache entgegen, daß auch die grünen Pflanzen selbst beim harmlosesten Abtöten schon Änderungen in der Farbennuance zeigen. Demgemäß betont Reinke, daß die Farbstoffmoleküle doch wohl, wenn auch nur in lockerer Bindung, mit Eiweiß- usw.-Molekeln zusammenhängen, und daß so die verschiedenen Farbstoffe zu einander in Beziehung treten können. Bei einer solchen lockeren Bindung muß durchaus nicht der Charakter der einzelnen Komponenten verloren gehen, wie Noll anzunehmen scheint.

Durch die letztgenannte Hypothese würde es wohl am leichtesten verständlich, daß die verschiedenen roten usw. Algen eine einheitliche Assimilationskurve zeigen, wie das Engelmann präzis angibt, mag man nun die roten oder braunen Farbstoffe als Sensibilisatoren oder in einem anderen Sinne auffassen. Es scheint mir aber auch gerade deswegen nicht berechtigt, wenn Hansen gegen Engelmann's Angaben und Auffassungen Bedenken erhebt, ohne die positiven Tatsachen einer Kontrolle unterworfen zu haben.

Hand in Hand mit den Versuchen, der Farbstoffe in den Pflanzen auf chemischem Wege habhaft zu werden, sind von jeher spektroskopische Untersuchungen der Lösungen, sowie der intakten Pflanzenteile gegangen. Freilich, über den Wert dieser Untersuchungen gehen die Meinungen sehr auseinander. Wenn man aber auch den Gegnern dieser Versuche zugeben muß, daß viele, ja sehr viele unsichere Resultate mit unreinen Lösungen erzielt wurden, so bleibt doch das Spektrum zwar nicht das, aber unverkennbar doch eins der Mittel zur Erkennung und Beurteilung jener Körper. *Absorptionsspektra.*

Hier ist natürlich nicht der Ort, all die vielen Angaben aus der Chlorophyllbänderlehre zu wiederholen, die namentlich zu Anfang der 80er Jahre ein lebhaftes Interesse erweckten, auch nicht zu erörtern, wie weit »lebendes« und gelöstes Chlorophyll in seinen Spektren differiert. Bezüglich dieser Dinge verweise ich auf die Handbücher von Sachsse und Pfeffer, wie auf die Arbeiten von Tschirch, Hansen, Engelmann, Reinke usw., sowie neuerdings von Gaidukov, und erinnere nur daran, daß namentlich durch die letztgenannten Autoren die qualitative Beobachtung der Spektren in den Hintergrund trat, um einer quantitativen Bestimmung der Absorptionskoeffizienten Platz zu machen.

Unter Hinweis auf Fig. 517 sei dann hervorgehoben, daß das Absorptionsspektrum lebender grüner Pflanzen gekennzeichnet ist durch ein scharfes Band im Rot, zwischen den Linien *B* und *C*, und durch eine starke Endabsorption des Blau. Daneben treten an dickeren Schichten von Blättern usw. einige kleinere Bänder hinzu, die aus der Figur ebenso ersichtlich sind, wie die Längen der Wellen, welche absorbiert werden (Fig. 517).

Die aus den Absorptionskoeffizienten resultierende Kurve ist in Fig. 517 oben (*chl*) wiedergegeben und bedarf kaum der Erläuterung. Die Wellenlängen sind als Abszissen, die Extinktionskoeffizienten als Ordinaten aufgetragen.

Die Absorptionsspektra der andersfarbigen Algen müssen nun das Spektrum des Chlorophylls mit dem der zweiten Farbe (Phycophaein usw.) kombiniert enthalten, wenn die oben ausgesprochene Meinung richtig ist,

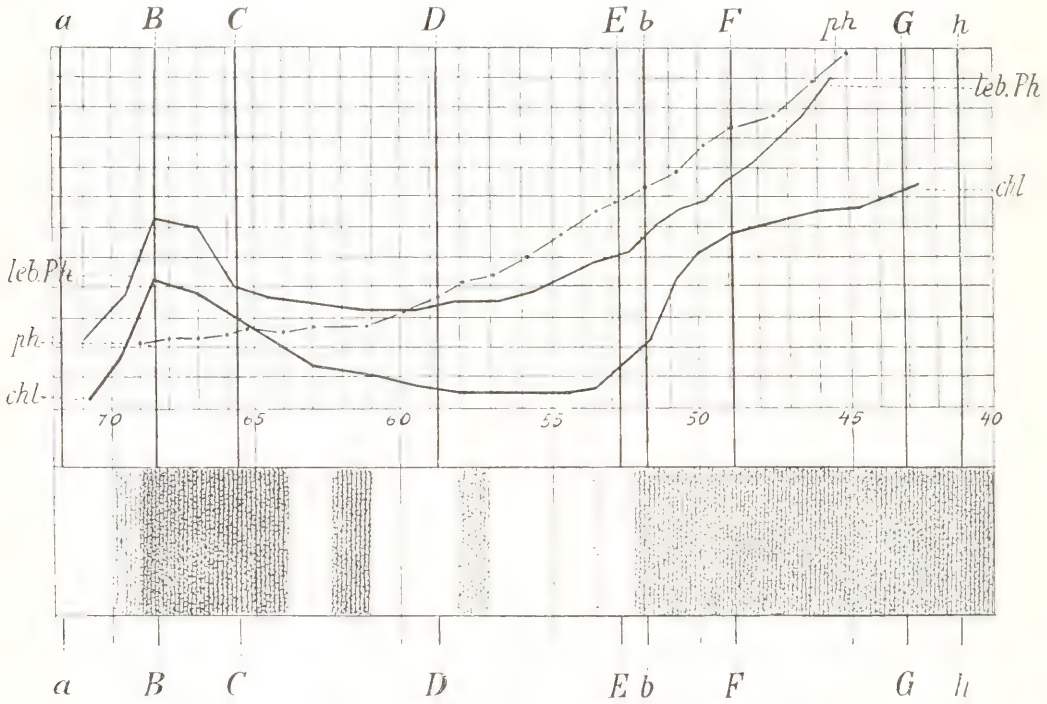


Fig. 517 n. Reinke u. Schütt. Unten Absorptionsspektrum lebender Blätter. Oben Absorptionskurven, und zwar: *chl* von leb. *Monostroma*, *leb. Ph.* von leb. *Phyllitis*, *ph* von Phycophaeinlösung.

wonach die verschiedenen Farbstoffe höchstens in lockerer Bindung mit einander vereinigt sind.

Das trifft nun tatsächlich zu. Das Phycophaein ist spektroskopisch wenig charakteristisch; es zeigt, wie viele gelbe usw. Farbstoffe, in erster Linie eine Absorption des Blau; einige schwache Bänder sind nach Schütt, Hansen und Gaidukov außerdem vorhanden.

Danach ergibt sich weiter als Absorptionskurve die in Fig. 517 (*ph*) nach Schütt reproduzierte (Phycophaein von Desmarestia, in Wasser gelöst), welche indes trotz ihrer Einfachheit sofort ihren Einfluß auf die Gesamtabsorption brauner Algen zu erkennen gibt, das geht aus einem

Vergleiche der beiden anderen Kurven leicht hervor, deren eine die Absorption einer lebenden Phyllitis, deren andere, wie bereits erwähnt, das gleiche bei Monostroma wiedergibt. Während die Absorption grüner und brauner Algen danach in der weniger brechbaren Hälfte des Spektrums fast übereinstimmt, weicht sie in der anderen nennenswert ab.

Das Spektrum der Diatomeen ist dem der Phaeophyceen ungemein ähnlich.

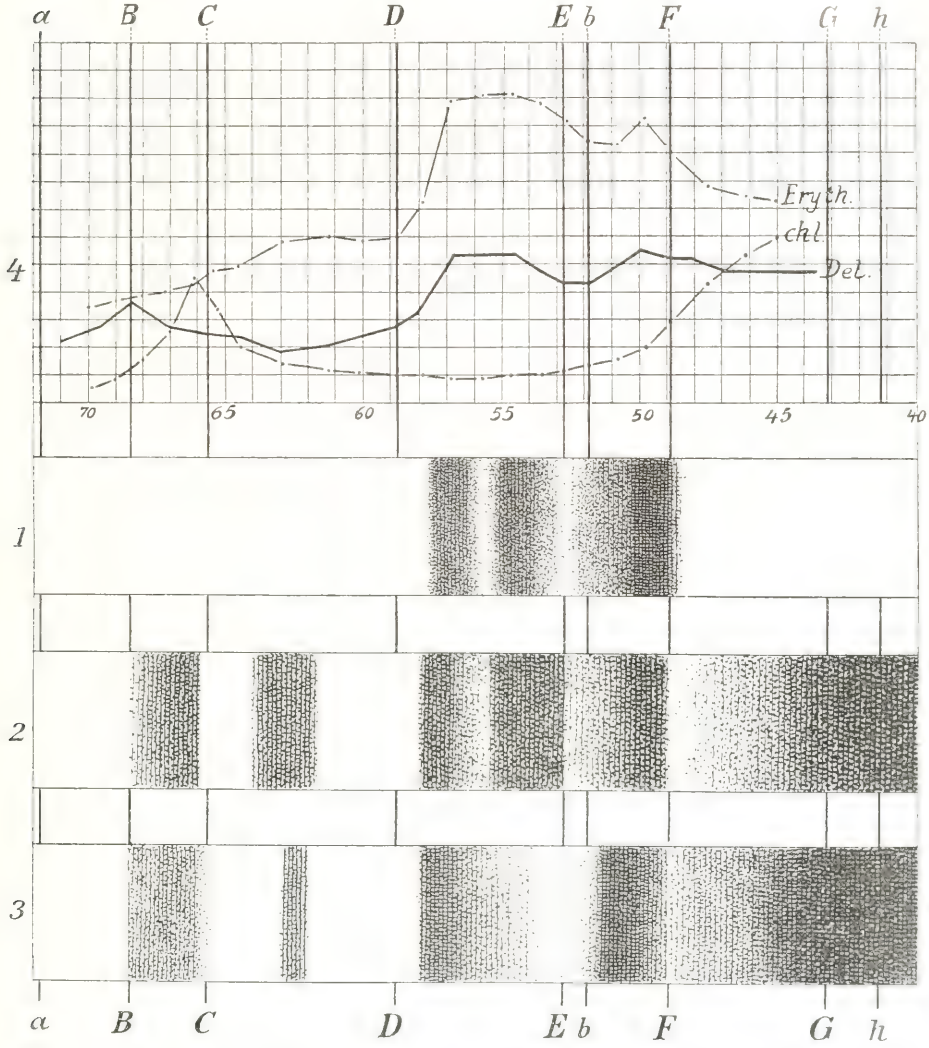


Fig. 518 n. Rosanoff, Reinke und Schütt. *1* Absorptionsspektrum einer Phycoerythrinlösung (*Jania*). *2* dass. von leb. *Porphyra*. *3* dass. von leb. *Batrachospermum*. *4* Absorptionskurven. *Del.* lebende *Delesseria*, *Eryth.* Phycoerythrinlösung, *chl.* Chlorophyllösung.

Die Kombinierung der Spektren aber läßt sich bei den Florideen noch weit deutlicher nachweisen als bei den Braunalgen. Schon Rosanoff konnte zeigen, und Schütt bestätigte dies, daß der wohl unreinen Lösung des

Phycoerythrins drei Absorptionsstreifen zukommen, deren Lage aus Fig. 518, *1* ersichtlich ist. Sie liegen im wesentlichen im Grün. Bei größerer Schichtendicke in der Lösung wird alles Grün absorbiert.

Die lebenden Florideen und Bangiaceen zeigen dann neben diesen drei Bändern die Absorption des Chlorophylls, wie aus Fig. 518, *2* hervorgeht, welche ein Spektrum von lebenden Porphyra-Arten nach Rosanoff wiedergibt.

Aber schon ein Vergleich mit dem Spektrum von lebenden Batrachospermen zeigt Fig. 518, *3*, daß andere Florideen Modifikationen aufweisen; und auch Schütt fand nicht alle Phycoerythrinauszüge spektroskopisch gleich. Dieser Umstand dürfte auch die Berechtigung der oben skizzierten Auffassung dartun, nach welcher die das Chlorophyll der Florideen verdeckenden Farbstoffe nicht immer genau die gleichen zu sein brauchen.

Auch quantitativ läßt sich nach Reinke zeigen, daß das Absorptionsspektrum der Florideen aus der Kombination der Einzelspektren resultiert. Die Fig. 518, *4* zeigt das ohne Kommentar.

Nachgetragen mag dann noch sein, daß die Fluoreszenz der toten Florideen und der Phycoerythrinlösung nach Schütt in erster Reihe erregt wird durch Strahlen, deren Wellenlängen zwischen $\lambda = 600—486$ liegen, das Fluoreszenzlicht besteht in erster Linie aus gelben Strahlen, welche der Linie *D* benachbart sind ($\lambda = 590—560$).

Literatur.

Askenasy, E., Beiträge zur Kenntnis des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Bot. Ztg. 1867. **25.** p. 225.

—— Beiträge zur Kenntnis der Gattung Ectocarpus. Bot. Ztg. 1869. **27.** p. 785.

Bary, A. de, Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. Leipzig 1858.

Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Brand, F., Über einen neuen Typus der Algen-Chlorophoren. Ber. d. d. bot. Ges 1899. **17.** p. 406—409.

Chmielevsky, W., Über Bau und Vermehrung der Pyrenoide bei einigen Algen. 1896. Russ. Ref. Botan. Zentralbl. **69.** p. 277.

—— Zur Morphologie und Physiologie der Pyrenoiden. Arb. d. Warsch. Naturf.-Ges. Abt. Biol., Warschau 1902.

Correns, C., Über eine neue braune Süßwasseralge, Naegeliella usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 629.

Cramer, C., Das Rhodospermin. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich. 1861. **7.**

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. I. Jena 1905.

Darbishire, O. V., Die Phyllophora-Arten der westlichen Ostsee. Wiss. Meeresunters. 1895. N. F. **1.** Abt. Kiel.

Elfving, Nagra anmärkninger till Desmid. Systematik. Soc. pro Fauna et Flora fennica. 1889. **16.** p. 76.

Engelmann, Th. W., Über Assimilation von Haematococcus. Bot. Ztg. 1882. **40.** p. 663.

Ernst, A., Siphoneen-Studien. IV. Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora. 1904. **93.**

Gaidukov, N., Über das Chrysochrom. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** 331.

– Über den braunen Algenfarbstoff (Phycophaein und Phycoxanthin). Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 535—39.

—— Zur Farbenanalyse der Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22.** p. 23.

Hansen, A., Chlorophyllgrün der Fucaceen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg. **3.** p. 289.

– Farbstoffe des Chlorophylls. 1889.

— Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel. **11.** p. 271.

Heurck, van, Traité des Diatomées.

Karsten, G., Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresuntersuch. v. Kiel und Helgoland. 1899. N. F. **4.**

Klebs, G., Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
—— Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881. **39.** p. 249.
—— Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehung zu Algen und Infusorien. Unters. a. d. botan. Inst. Tübingen. 1883. **1.** p. 233.
—— Einige Bemerkungen zu Schmitz' »Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren«. Bot. Ztg. 1884. **42.** p. 566.
—— Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg. 1891. **49.** 789.
Klein, J., Kristalloide der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 54.
Kolkwitz, R., Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder bei Spirogyra. Festschrift f. Schwendener. 1899. p. 277.
Kraus et Millardet, Sur le pigment des Phycochromacées et des Diatomées. Mém. de la soc. des sc. nat. de Strassbourg. 1868. **6.** p. 23.
Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis einiger Ectocarpus-Arten der Kieler Föhrde. Botan. Zentralbl. 1891. **48.** Diss. Kiel 1891.
—— Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. **1.** Wiss. Meeresunters. 1897. N. F. 2. Abt. Helgoland.
Kützing, Phycologia generalis.
Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896.
Lütkemüller, Beobachtungen über die Chlorophyllkörper einiger Desmidiaceen. Österr. botan. Zeitschr. 1893. **43.** p. 5.
Mereschkovsky, C., Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten der Diatomeen. Flora. 1903. **92.** p. 77.
—— Études sur l'Endochrome des Diatomées. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. 1901. 8. sér. Vol. 9. No. 6.
—— Sur Catenula un nouveau genre de Diatomées. Scripta botan. horti Univers. Petropol. 1902. **19.**
—— Les types de l'endochrome chez les Diatomées. Scripta botan. horti Univers. Petropol. 1903. **21.** p. 107.
—— Nouvelles recherches sur la structure et la division des Diatomées. Bull. soc. imp. des naturalistes de Moscou. 1903. p. 149.
—— Über Placoneis, ein neues Diatomeengenus. Beih. z. botan. Zentralbl. 1903.
—— Zur Morphologie der Diatomeen. Kasan 1903. 427 p.
Meyer, Arthur, Über die Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Ztg. 1883. **41.** p. 493.
—— Das Chlorophyllkorn usw. Leipzig. 1883.
Millardet, Sur la nature du pigment des Fucoidées. Ann. des sc. nat. 1868. 5. sér. t. **18.** p. 59.
Mitrophanow, Beobachtungen über die Diatomeen. Flora. 1898. **85.** p. 293.
Molisch, H., Das Phycoerythrin, seine Kristallisierbarkeit und chemische Natur. Bot. Ztg. 1894. **52.** p. 177.
Nebelung, Spektroskopische Untersuchung der Farbstoffe einiger Süßwasseralgen. Bot. Ztg. 1878. **36.**
Noll, F., Die Farbstoffe der Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea. Arb. Bot. Inst. Würzburg. 1888. **3.** p. 488.
Ott, E., Untersuchungen über den Chromatophorenbau der Süßwasserdiatomeen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. 1900. **109.** p. 769.
Overton, E., Beitrag zur Kenntnis der Gattung Volvox. Botan. Zentralbl. 1889. **39.** p. 148.
Palla, E., Über eine neue pyrenoidlose Art und Gattung der Conjugaten. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 228.
Phipson, Sur la matière colorante du Palmella cruenta. Compt. rend. 1878. **89.** p. 316 und 1078.
Pfitzer, E., Untersuchungen über Bau und Entwickelung der Bacillariaceen. Bot. Abh. a. d. Gesamtgeb. d. Bot., herausgeg. von Hanstein. **2.** 1871.
Reinke, J., Beiträge zur Kenntnis des Phycoxanthins. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **10.** p. 399.
—— Photometrische Untersuchungen über die Absorption des Lichtes in den Assimilationsorganen. Bot. Ztg. 1886. **44.** p. 161.
—— Über die Gestalt der Chromatophoren bei einigen Phaeosporeen. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 213.
Rosanoff, S., Observations sur les fonctions et propriétés des pigments de diverses algues. Mem. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. 1867. **13.** p. 145.
Rostafinski, Über den roten Farbstoff einiger Chlorophyceen, sein sonstiges Vorkommen und seine Verwandtschaft zum Chlorophyll. Bot. Ztg. 1881. **39.** p. 461.

Sachsse, Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen. Leipzig 1877.
Schimper, A. F. W., Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Bot. Ztg. 1883. **41.** p. 105 u. 809.
—— Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. Pringsh. Jahrb. 1885. **16.**
Schmitz, Fr., Die Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
—— Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. 1884. **15.** p. 1.
Schütt, Über das Phycoerythrin. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 36 und **6.** p. 305.
—— Über Peridineenfarbstoffe. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **8.** p. 9.
—— Über das Phycophaein. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5.** p. 259.
Serbinow, J. L., Über eine neue pyrenoidlose Rasse von Chlamydomonas stellata Dill. (Russ. mit deutschem Resümee.) Bull. jardin imper. bot. St. Pétersbourg. 1902. **2.** p. 141.
Smith, H. L., Spectroscopic examination of the Diatomaceae. Ann. and Mag. of nat. hist. 1869. 4 sér. **4.** p. 218.
Sorby, H. C., On comparative vegetable Chromatology. Proceed. of the royal soc. 1873. p. 442.
Stahl, E., Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg. 1880. **38.** p. 297.
Strasburger, E., Das große botanische Praktikum. 4. Aufl. Jena 1903.
Tschirch, A., Untersuchungen über das Chlorophyll. Berlin 1884.
Vries, H. de, Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei Spirogyra. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7.** p. 19.
Zopf, W., Cohn's Hämatochrom, ein Sammelbegriff. Biol. Zentralbl. 1895. **15.** p. 417.
—— Zur Kenntnis der Färbungsursachen niederer Organismen. Beitr. z. Morph. und Phys. nied. Organismen. 1892. **1.**

Vakuolen.

Die in der Überschrift genannten Bestandteile der Algenzellen bieten vielfach nichts Besonderes gegenüber denen anderer Pflanzen. Sie haben bei den meisten kleinzelligen Vertretern unserer Gruppe die übliche Form und Anordnung; bei den Sphacelarien und Tilopterideen bedingen sie in Verbindung mit dem Plasma das schaumige Aussehen der Zellen, das wir S. 87 erwähnten und in **1**, Fig. 248 und 290 abbildeten, und erst bei den Siphonales und Siphonocladiales treten sie uns in einer ungewohnten Größe entgegen. Freilich auch sie werden ev. noch von Plasmamassen durchsetzt. Ich erinnere an die Plasmastränge der Caulerpen und weise darauf hin, daß Went bei Chaetomorpha Plasmalamellen fand, welche die Zentralvakuole großwabig durchsetzen; Berthold sah in anderen Fällen ähnliches, und so drängt sich die Frage auf, ob diese Erscheinungen nicht häufiger sind, als man jetzt annimmt. Jedenfalls zeigen sie, daß die uns bei braunen und grünen Algen entgegentretenden Bilder sich nicht so übermäßig fern stehen.

de Vries hat nun bekanntlich die Auffassung verteidigt, daß die glashelle Plasmaschicht, welche Vakuole und Zellplasma sondert, ein Organ sui generis sei, das nicht bloß relativ selbständig ist, sondern sich auch nur durch Teilung vermehrt. Er schließt das u. a. aus Versuchen mit Spirogyra, in welchen er auf diese eine 10prozentige Salpeterlösung längere Zeit einwirken ließ. Unter diesen Umständen ballte sich das Cytoplasma zu Klumpen, die Vakuolenwand aber blieb nicht bloß erhalten, sondern auch durch den Zellsaft gespannt. Solche Vorgänge lassen sich auch im natürlichen Verlauf der Ereignisse beobachten. Wir sahen (S. 29), daß bei Bildung von Zoosporen und Gameten die Vakuolenwand keine Verwendung findet, sie liefert die Blase, welche bei Bryopsis (**1**, 307), bei Protosiphon (**1**, 178, Fig. 110), Acetabularia (**1**, 282, Fig. 175) so deutlich in die Erscheinung tritt.

Geht nun auch aus solchen Befunden eine gewisse Selbständigkeit der Vakuolenwand hervor, so glaube ich doch nicht, daß sie im Sinne DE VRIES' als ein besonderes Organ der Zelle, als ein »Tonoplast« fungiere. Diese Auffassung scheint mir durch PFEFFER widerlegt zu sein.

DE VRIES' Schüler WENT hat aber den Nachweis versucht, daß in die Fortpflanzungszellen der Algen mindestens eine Vakuole aus der Mutterzelle eingehe. Diese Forderung ist unerläßlich für zahllose Phaeophyceen und Florideen, bei welchen die Mutterzelle in die Bildung der Töchter restlos aufgeht, z. B. in den plurilokulären Sporangien, in den Tetrasporangien usw. Anders aber liegen die Dinge bei den Chlorophyceen. Hier werden die Schwärmer aus dem Plasma herausmodelliert (S. 27), ohne daß die Wand der Hauptvakuole berührt würde. Das betont KLEBS in einer Entgegnung gegen WENT sehr scharf. Enthalten also die Schwärmeranlagen von Cladophora, Codium usw. wirklich Vakuolen, wie WENT angibt, dann können diese höchstens in dem Cytoplasma vorgebildet sein, das die Schwärmer liefert. Das aber ist von WENT nicht genau verfolgt.

Gut fundiert aber kann die ganze Hypothese nur werden, wenn auch Herkunft und Verbleib der pulsierenden Vakuolen aufgezeigt wird.

Pulsierende Vakuolen.

Aus Band I ist zur Genüge ersichtlich, daß diese Organe bei den verschiedenfarbigen Flagellaten und bei den Volvocales, besonders bei den niederen Gliedern der Reihe vorkommen. Außerdem erzählten wir auf S. 25 von dem Vorhandensein derselben in Schwärmern, mögen dieselben geschlechtlich oder ungeschlechtlich sein. Zoosporen und Gameten führen oft nur eine pulsierende Vakuole, die Volvocinen besitzen sehr häufig deren zwei.

Wie nun die Genese jener Hohlräume sich bei der Bildung und der Keimung von Schwärmern, oder bei der Kopulation von Gameten gestaltet, darüber liegen irgendwie nennenswerte Angaben nicht vor; relativ am besten bekannt sind die niederen Glieder der Volvocinenreihe. Wo zwei Vakuolen gegeben sind (z. B. bei Pyramimonas), gibt DILL an, daß jede Tochterzelle eine Vakuole erhalte, und daß dann neben dieser älteren jeweils eine neue entstehe. Wo nur ein Organ der genannten Art vorhanden ist, scheint mir dasselbe, wenigstens häufig, schon vor Beginn der Teilung verdoppelt zu werden. Doch liegen auch darüber wirklich genaue Angaben meines Wissens nicht vor, vor allem wird nicht mitgeteilt, ob jene Verdoppelung durch Teilung oder durch Neubildung geschieht.

Daß die am Vorderende der erwähnten Zellen liegenden Vakuolen wirklich pulsieren, hat, soviel ich sehe, COHN zuerst an Gonium beobachtet. An unzweifelhaften Tieren kannte man ja den Vorgang längst, und es ist nicht ohne Interesse, zu lesen, wie unser Autor von einer Beobachtung überrascht war, die wir heute für fast selbstverständlich halten. Später häufen sich dann die Angaben bei CIENKOWSKI, DODEL, STRASBURGER und vielen anderen so, daß wir der Zitate überhoben sind; ich verweise nur auf PFEFFER's Zusammenstellung, auf BÜTSCHLI, HERTWIG u. a.

Die fraglichen Vakuolen besorgen, das ist jetzt genügend bekannt, die Zusammenziehung (Systole) ziemlich rasch, die Ausdehnung (Diastole) verhältnismäßig langsam. Dabei wird der Inhalt (wässerige Lösung) in das umgebende Plasma ausgestoßen, später aber entsprechende Substanz wieder aufgenommen. Viele Vakuolen entschwinden nach vollendeter Systole völlig der Beobachtung, andere werden nur erheblich verkleinert, bleiben aber immer als solche erhalten. Ein Mittelding bilden vielleicht die Vakuolen der Carteria; diese büßen zunächst etwa zwei Drittel ihres Volumens

ein, dann folgt eine kurze Pause, und nun erst wird die Vakuole vollends unsichtbar.

Je nach dem Standpunkte, den man in der Vakuolenfrage überhaupt einnimmt, wird man das Unsichtbarwerden verschieden deuten. Nach Bütschli ist die in der Diastole auftretende Vakuole ein völlig neues Gebilde, das mit der in der Systole verschwundenen nichts zu tun hat. Das geben natürlich de Vries und seine Anhänger nicht zu, auch Hertwig widerspricht dem. Pfeffer nimmt einen vermittelnden Standpunkt ein, indem er vermutet, daß die Vakuolenhaut in einem Fall erhalten bleibe, im anderen nicht. Experimentell ist Sicheres nicht erwiesen.

Das Pulsieren der Vakuolen erfolgt ziemlich rasch; von einer Systole zur anderen vergehen bei Ulothrix-Schwärmern (Dodel, Strasburger) 12—15 Sekunden, bei Draparnaldia-Zoosporen 28—30 Sekunden (Dodel), bei Gonium wechselnd 26—60 Sekunden (Cohn) usw. Wo zwei Vakuolen gegeben sind, pflegt die Kontraktion abwechselnd zu erfolgen, wie das Cohn nett beschreibt. Doch kann die Sache an demselben Objekt variieren, z. B. erwähnt Cienkowski, daß bei seinen »Gloeocapsen« (ruhenden Chlamydomonaszellen) die beiden Vakuolen bald abwechselnd, bald gleichzeitig pulsierten.

Komplizierter als bei den bislang erwähnten Formen ist das Vakuolensystem der Euglenen, das neuerdings Klebs unter Würdigung der älteren Literatur beschrieben hat. Am Vorderende der Euglena-Zellen liegt (1, 33, Fig. 19) eine Haupt- und mindestens eine Nebenvakuole. Die letztere ist durch die Verschmelzung mehrerer kleiner Vakuolen (Vak. 3. Grades) entstanden, sie selbst aber vereinigt sich mit der Hauptvakuole, indem die beide trennende Plasmalamelle reißt. Nach der Verschmelzung rundet sich das Ganze ab und kontrahiert sich wieder zur normalen Größe der Hauptvakuole. Während jenes Prozesses entstand schon eine neue Nebenvakuole, diese ereilt etwa 30 Sekunden später dasselbe Schicksal, und so geht die Sache fast ins Endlose weiter. Bei dem geschilderten Vorgang muß Wasser ausgestoßen werden, das sich vielleicht durch den Trichter am Vorderende entleert.

Die Hauptvakuole vermehrt sich durch Teilung, ihre Wandung ist nach Klebs relativ fest, das Ganze ziemlich lebenszäh, denn auch beim Absterben der Euglenen oder bei Schädigungen derselben bleiben die Vakuolen relativ am längsten erhalten und tätig. Daraus schließt Klebs wohl mit Recht, daß diese Vakuolen tatsächlich zu einem spezifischen Organ des Zellenleibes geworden sind.

Als solche wird man auch die Pusulen der Dinoflagellaten (1, 44) ansprechen müssen, und spezialisierte Vakuolen sind auch wohl diejenigen Hohlräume, welche zur Aufnahme fester Nahrung bei den Flagellaten prädestiniert sind. Bei den niederen Formen kaum angedeutet, treten sie bei den höheren Gliedern dieser Gruppe, die wir in Band I nicht mit behandeln konnten, oft recht scharf in die Erscheinung.

Zellsaft. Der Vakuoleninhalt besteht bei Süßwasseralgen, soviel man weiß, aus der üblichen Lösung von Salzen usw., bei Meeresalgen muß er modifiziert sein, davon berichten wir unten.

Im Zellsaft gelöste Farbstoffe sind nicht selten, sie bedingen die Färbung mancher Mesotaenien und anderer Conjugaten Phycoporphyrin, Lagerheim 1, 54), mancher Schneealgen s. unten), der Blasen in den männlichen Fiedern von Bryopsis (1, 307) usw.

An abweichenden Inhaltsbestandteilen wird von Reinke und Kuckuck

(1, 477) Schleim in den »Waben« der Tilopterideen, speziell in den Monosporen angegeben. Die Erscheinung ist vielleicht weiter verbreitet.

Nicht selten wurde auch Gerbsäure in den Vakuolen wahrgenommen, *Gerbsäure.* leider ist aber auch bei den Algen der Begriff Gerbstoff und Gerbsäure ebensowenig präzis wie bei den höheren Pflanzen.

Am besten sind wohl Conjugaten untersucht. Spirogyra zeigt nach DE VRIES u. a. in ihren Vakuolen reichlich eisenbläuenden Gerbstoff. PFEFFER und BÜTTNER bestätigten das; letzterer wies ihn durch stark verdünnte Eisenlösungen in der lebenden Zelle nach, und ersterer demonstrierte ihn elegant auf Grund der Speicherung von Methylenblau, das er in 0,0001 %iger Lösung anwandte; er kam auch auf die Fällung der Gerbsäure durch Ammoniumkarbonat zurück, welche ebenfalls in der lebenden Zelle, verdünnte Lösungen des Reagens vorausgesetzt, erfolgt. Die Fällung verschwindet in reinem Wasser und noch rascher und leichter z. B. in 0,02 %iger Zitronensäure. Die Gerbsäure dürfte nach PFEFFER an Eiweiß gebunden sein.

Nicht alle Beobachter fanden Gerbsäure bei Zygnema cruciatum u. a., doch dürfte sie hier mindestens zeitweilig vorhanden sein.

Sind mehrere Vakuolen ausgebildet, so scheinen nicht alle gleichmäßig den Gerbstoff zu enthalten, was ja verständlich wäre.

Aber auch nicht alle Zellen eines Algenfadens zeigen die Reaktion gleichmäßig, und einzelne derselben sind wohl zu gewissen Zeiten ganz frei von Gerbstoff. So gibt z. B. PENINGTON an, daß in Spirogyrafäden der Gerbstoff zunächst zunehme, wenn sie sich zur Kopulation vorbereiten, daß er aber ganz schwinde, wenn erst die Kopulationsfortsätze sich berührt haben.

Ferner führen nicht einmal alle Conjugaten Gerbstoff in den großen Vakuolen, er wurde z. B. vermißt bei Cosmarium und Pleurotaenium.

Für andere Algengruppen gilt gleiches, und wenn auch für einzelne Arten von Conferva, Draparnaldia, Oedogonium, Vaucheria, Rhizoclonium, Nitella, Volvox, Dasycladus 1, 273 usw. Gerbsäure angegeben wird, so scheint sie doch auch sehr häufig bei denselben, sicher bei anderen Spezies zu fehlen. Allgemein wurde dieselbe bei Cladophora vermißt (vgl. z. B. DE WILDEMAN). Reichlich Gerbstoff führen nach SAUVAGEAU die Cutleriaceen usw. (vgl. auch KLERCKER, SCHNETZLER).

Die Rolle des Gerbstoffes im Stoffwechsel ist auch für die Algen unklar, ökologisch sprach ihn STAHL als Schutzmittel gegen Tierfraß an.

Das alles gilt für die großen Vakuolen. Gerbsäure wird aber weiterhin gefunden in den sog. Gerbstoffbläschen. Nicht umstrittener Typus dafür scheint mir Zygnema zu sein, an welches sich wohl Mesocarpus anschließt. Dieselben wurden von PRINGSHEIM erwähnt, dann von PFEFFER, KLEBS u. a. untersucht; sie sind nach PFEFFER durch Methylenblau-Speicherung zu demonstrieren und mit den üblichen Reagenzien sicher nachzuweisen. Neben Gerbstoff ist auch hier Eiweiß vorhanden. Die Bläschen liegen in den mehr oder weniger breiten Strängen plasmatischer Substanz, welche die Vakuolen durchziehen; sie bevorzugen die Nähe des Zellkernes, liegen aber auch an den Chromatophoren usw. Die Bläschen können mit dem Plasma bewegt werden. Sie platzen auf Zusatz verschiedener Reagenzien. Nach etwas unbestimmten Angaben BÜTTNER's liegen auch wohl bei Spirogyra sehr kleine Organe dieser Art im Plasma der Zelle; sie dürften ohnehin weiter verbreitet sein.

Diese gerbstoffhaltigen Kügelchen resp. Hohlräume gehören nun offenbar schon zu denjenigen Gebilden, welche CRATO Physoden nennt; sie *Physoden.* sind besonders bei den Phaeophyceen entwickelt. Es handelt sich um

Bläschen, welche in die dünnen Plasmalamellen resp. Plasmafäden eingebettet sind und sich in diesem bewegen. Sie rutschen darin hin und her (vgl. Crato, Kuckuck). Ob das selbsttätig geschieht oder unter Mitwirkung des umgebenden Plasmas, lasse ich dahingestellt, halte aber das letztere für wahrscheinlich.

Der Inhalt dieser Bläschen gibt nach verschiedenen Autoren die Reaktionen der Gerbsäure (s. z. B. Moeller), und insofern verdienten sie hier Erwähnung. Da sie aber offenbar noch Assimilate enthalten, kommen wir im Abschnitt über diese auf die Sache zurück. Ich glaube, Pfeffer's Annahme, daß es sich in den Physoden um spezialisierte Vakuolen handle, hat das meiste für sich.

Ob sich ihnen die »roten Körner« anschließen, welche Lauterborn, Karsten u. a. bei Diatomeen wahrnahmen, ist recht fraglich vgl. S. 155.

Natürlich ist nicht ausgeschlossen, daß die Vakuolenflüssigkeit gewisse Substanzen in fester Form ausscheidet; so finden wir vgl. 1, 82 bei den Desmidiaceen die bekannten Gipskristalle, und in nicht wenigen Algen sind auch Oxalatkristalle mehr oder weniger reichlich wahrgenommen; Ernst hat kürzlich davon berichtet, früher schon Kohl, Benecke u. a. Die Ausscheidung von Kalkoxalat beschränkt sich aber nicht auf den Vakuoleninhalt. Nadson z. B. schildert, wie perforierende Algen jenen Körper auf der Oberfläche ihrer Zellen absondern.

Literatur.

Benecke, W., Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Bot. Ztg. 1903. **61.** p. 79.

Berthold, G., Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig 1886.

Bütschli, O., Protozoa. Bronn's Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. **1**². p. 714.

Büttner, R., Über Gerbsäurereaktionen in der lebenden Pflanzenzelle. Diss. Erlangen. 1890. Hier Literatur.

Cienkowski, L., Über einige chlorophyllhaltige Gloeocapsen. Bot. Ztg. 1865. **23.** p. 21.

—— Über Palmellenzustände bei Stigeoclonium. Das. 1876. **34.** p. 17.

Cohn, F., Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der mikroskopischen Algen und Pilze. Nova acta Leopold. 1854. **24**¹. p. 105.

Crato, E., Beitrag zur Kenntnis der Protoplasmastruktur. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 451.

—— Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Cohn's Beitr. z. Biol. 1896. **7.** p. 407.

Dill, E. O., Die Gattung Chlamydomonas. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.**

Dodel, A., Ulothrix zonata. Pringsh. Jahrb. 1876. **10.** 417.

Ernst, A., Siphoneenstudien. 4. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1904.

Hertwig, O., Zelle und Gewebe. Jena 1893.

Klebs, G., Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. aus d. bot. Institut Tübingen. 1883. **1.** p. 246.

—— Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went »Entstehung der Vakuolen usw.« Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 549.

—— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. aus d. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 559.

Klercker, J. af, Studien über die Gerbstoffvakuolen. Stockholm 1888.

Kohl, G. F., Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. 1889.

Kuckuck, P., Über Schwärmsporenbildung bei den Tilopterideen usw. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.** p. 290.

Lagerheim, G. von, Über das Phycoporphyrin, einen neuen Conjugaten-Farbstoff. Vidensk. Selskab. Skrifter. Math.-naturw. Kl. I. Kristiania 1895.

Moeller, H., Über das Vorkommen von Phloroglucin in den Pflanzen. Ber. d. d. pharm. Ges. 1897. **7.** p. 344.

Nadson, G., Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta bot. hort. Petropol. 1900. **18.** p. 35.

Penington, M. E., A chemical-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univers. of Pensylvania. New series. Nr. 2.
Pfeffer, W., Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen. 1886. **2.** p. 179.
—— Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen. Abh. d. math.-phys. Klasse d. k. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. 1890. **16.**
—— Physiologie. 2. Aufl. **2.**
Pringsheim, N., Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion. Pringsh. Jahrb. **12.** p. 356.
Sauvageau, C., Les Cutlériacées. Ann. des sc. nat. 1899. 8 sér. **10.** p. 265.
Schnetzler, J. B., Notiz über Tanninreaktion bei Süßwasseralgen. Botan. Zentralbl. 1883. **16.** p. 157.
Stahl, E., Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. usw. 1888. **22.** N. F. **15.** p. 38.
Strasburger, E., Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl. 1875.
Vries, H. de, Over lovislof-reaktion von Spirogyra nitida. Maandsblatt von Natuurwetenschappen. 1885.
—— Plasmolyt. Studien über die Wand der Vakuolen. Pringsh. Jahrb. 1885. **16.** 465.
Went, F. A. F. C., Die Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Bot. Ztg. 1889. **47.** p. 197.
—— Entstehung der Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Pringsh. Jahrb. 1890. **21.** p. 299.
Wildeman, E. de, Sur le tannin chez les algues d'eau douce. Bull. soc. bot. Belg. 1886. **25.** p. 125.

IV. Die Ernährung der Algen.

Das Leben der Algen ist bei der weitaus größten Zahl derselben an das Wasser gebunden, in welchem sie untergetaucht vegetieren; nur eine geringe Zahl gedeiht in feuchter Atmosphäre, ohne auf Benetzung durch flüssiges Wasser angewiesen zu sein. (S. Kap. Luftalgen.)

Was man aber gemeinhin als Wasser bezeichnet, ist wie jedermann weiß und Rorn's Geologie gibt darüber weitere Auskunft, ein sehr dehnbarer Begriff, weil man es stets und immer zu tun hat mit mehr oder weniger konzentrierten Lösungen anorganischer Verbindungen, zu welchen in stagnierenden Sümpfen, Torfwässern usw. auch organische Körper hinzutreten mögen.

So wenig wie alle im Boden gegebenen Salze Nährsalze sind, so wenig kommen auch alle Bestandteile des Süß- und Salzwassers als Nährmaterialien in Betracht. Vor allem werden wir in einem späteren Abschnitte zu zeigen haben, daß das Chlornatrium der Meere in denjenigen Stoffwechsel, der zur Synthese von Baumaterial führt, nicht eingreift. Damit aber gestalten sich gerade diese Vorgänge bei Süß- und Salzwasseralgen relativ gleichartig, sie ermöglichen uns demnach eine einheitliche Behandlung der Ernährungsfrage für die beiden biologisch so verschiedenen Gruppen.

Die angeführte Tatsache dokumentiert aber auch sofort, daß der Stoffwechsel der Algen von dem anderer farbiger Wassergewächse nicht wohl fundamental verschieden sein kann.

Nur auf eines darf gleich hier hingewiesen werden: die Algen haben keine »Wurzeln« in dem Sinne wie die höheren Wasserpflanzen. Wir haben zwar im ersten Band unseres Buches viel von Haftorganen und ähnlichen Dingen berichtet, allein es unterliegt keinem Zweifel, daß diese nur die Verankerung der Pflanze in bestimmter Tiefe und nichts anderes bezwecken. Auch losgelöste Algen ernähren sich nach allen bislang vorliegenden Erfahrungen normal. Eine Störung kann höchstens dort eintreten, wo die Haftscheiben und basalen Regionen (Dumontia, Delesseria usw.) als Speicher für Reservestoffe fungieren.

Danach ist die ganze Oberfläche einer Alge zur Nahrungsaufnahme befähigt. Eine solche wird durch die feine Zerteilung der Algenthallome natürlich erheblich gefördert, und wo solche fehlt, wie bei den derben Tangen, da fungieren vielleicht die farblosen Haarbüschel, die ja so häufig besonders bei braunen und roten Algen vorkommen als aufnehmende Organe. Bewiesen ist freilich davon nicht viel, wir werden auf die Sache zurückkommen, wenn wir von der Lichtwirkung auf die Algen reden.

1. Anorganische Nährstoffe.

Auf Grund seines Gehaltes an kohlensauren Alkalien reagiert das Seewasser derart alkalisch, daß man nach Tornoe, Jacobsen u. a. jene Substanzen direkt durch Titrieren bestimmen kann. Auch Süßwasser reagiert, wie neuerdings Molisch betonte, aus ganz denselben Gründen ebenso, wenn auch schwächer als das Seewasser, und diesen Befunden entspricht es, daß der oben genannte Autor Süßwasseralgen in einer ganz schwach alkalischen Nährlösung am besten gedeihen sah (ebenso Frank; über Meeresalgen kenne ich keine Angaben). Dazu paßt, daß Miquel viele Algen gegen geringe Mengen organischer und anorganischer Säuren sehr empfindlich fand. Dasselbe berichtet Frank für Chlamydomonas. Benecke freilich glaubt, daß Molisch's Angaben nicht ohne weiteres verallgemeinert werden dürften, weil er auch in schwach saurer Lösung gute Kulturen erzielte. Die Frage ist nicht vollends abgeschlossen, doch ist kaum zweifelhaft, daß sich manche Algen auch mit schwach angesäuerten Wässern abfinden, ja Säuren verarbeiten können.

Gehen wir auf die einzelnen Elemente ein, so hat sich bei den Algen dieselbe Unentbehrlichkeit des Kaliums ergeben wie bei den höheren Pflanzen, und entgegen älteren Angaben und abweichenden Meinungen dürften Benecke und Molisch sicher dargetan haben, daß Kalium auch nicht durch die verwandten Elemente Na, Cs, Rb vertreten werden kann*. *Kalium.*

Magnesium und Schwefel geben zu nennenswerten Bemerkungen keine Veranlassung, nur weise ich darauf hin, daß im Meerwasser relativ viel an Sulfaten gegeben ist und vielleicht auch verarbeitet wird. *Magnesium. Schwefel.*

Dagegen bedarf das Kalzium der Erwähnung. Während höhere Pflanzen desselben kaum entraten können, ist dies Element nach Molisch, Benecke und Klebs für Algen wie Hormidium, Ulothrix, Stichococcus, Protococcus usw. entbehrlich. Ad. Hansen wie A. Meyer fanden nur Spuren davon bei Valonia. Das gilt aber nicht einmal für alle Chlorophyceen, denn Spirogyra und Vaucheria gediehen ohne Kalk nicht (s. a. Bokorny), ebenso wenig Chlamydomonas (Frank). Dagegen konnte das Absterben von Spirogyren in kalkfreien Lösungen lange hinausgeschoben werden (Loew, Molisch), wenn eine Beigabe von Strontium erfolgte. Danach kann das Ca durch Strontium partiell vertreten werden. Benecke läßt die Frage nach der Bedeutung des Kalkes bei Spirogyra usw. offen. Ob dasselbe bei solchen und ähnlichen Formen für die Membranbildung notwendig ist, wie manche glauben, bezweifelt Molisch wohl mit Recht auf Grund seiner Versuche. Doch erscheint es fraglich, ob für alle Algen diese Zweifel berechtigt sind. *Kalzium.*

Denn nachdem man in der Mittellamelle höherer Pflanzen Ca-Pectate überall nachgewiesen hat, und neuerdings (S. 79) gezeigt wurde, daß für viele Algen analoges gilt, wird man hier wohl bis zum Beweis des Gegenteils die Notwendigkeit des Kalziums annehmen müssen. Unentbehrlich wird es bei den typischen Kalkalgen sein, bei welchen dieses Element doch notwendig in den Aufbau der Membran einzugehen scheint — wenigstens kenne ich keinerlei Versuche, die auch die Spur eines Gegenteils erweisen möchten.

Im Gegensatze zu diesen typischen Kalkalgen stehen aber andere, welche nur zufällig inkrustiert sind oder es doch nicht notwendig sein müssen. Ich erinnere an Algen (und Moose), welche in dem Riesel- und Spritzwasser

*) Vielleicht kann bei Cyanophyceen ein Ersatz des K durch Na eintreten (Benecke).

kalkhaltiger Bäche nur gelegentlich und ohne wesentliches eigenes Zutun mit Ca überzogen werden, und weiterhin an die Charen, bei welchen zwar die lebendigen Zellen an dem Prozesse aktiv beteiligt sein dürften, aber doch nur dann in dieser Richtung arbeiten, wenn äußere oder innere Faktoren sie dazu nötigen. Jedenfalls steht fest, daß die gleiche Chara-Art an einem Orte inkrustiert auftritt, am anderen nicht. Niemals inkrustiert sind meines Wissens die Conjugaten.

Was nun die chemischen Umsetzungen betrifft, welche den Inkrustationsprozeß begleiten oder bedingen, so weist Pfeffer mit Recht darauf hin, daß derselbe nicht bei allen Pflanzen der gleiche sein müsse.

Die Vorstellung, welche u. a. Pringsheim verteidigte, daß bei der C-Assimilation der Pflanzen das Bikarbonat zersetzt und als Karbonat niedergeschlagen werde, erklärt zum mindesten nicht alle Prozesse, denn Hassak fand, daß Charen usw. in Lösungen von $CaSO_4$, $CaCl_2$ usw., denen $CaCO_3$ fehlte, ebenso gut Inkrustationen bildeten. Hassak wies gleichzeitig nach, daß die Algen im Licht $NaHCO_3$ zersetzen und Na_2CO_3 ausscheiden. Andere Autoren (Klebs, Benecke) fanden auch, daß viele Algen wie auch phanerogame Wasserpflanzen das umgebende Medium alkalisch machen, das tritt besonders hervor, wenn sie in kleinen Flüssigkeitsmengen gehalten werden. Ebenso finden sich Angaben darüber, daß Tiere (Krebse) in dem Wasser, in dem sie gehalten werden, eine alkalische Reaktion hervorrufen. Natürlich müssen nicht immer dieselben Stoffe Ursache dieser Erscheinung sein, und Murray glaubt z. B., daß es sich vielfach, besonders bei Tieren, um Ausscheidung von $(NH_4)_2CO_3$ handle.

Auf Rechnung jener alkalischen Ausscheidungen resp. auf deren Umsetzung mit Kalksalzen setzen Hassak und Pfeffer die an Kalkpflanzen entstehenden Niederschläge, Murray aber sucht aus ihnen auch die Entstehung von Kalksedimenten im Meere, die Schalenbildung von Tieren usw. zu erklären.

Jene Ausscheidungen aber können verhindert oder wieder aufgelöst werden, wenn das Wasser nicht mit Ca-Bikarbonat gesättigt ist, weil alsdann CO_2, die aus irgend einem Grunde frei gegeben ist, das Karbonat in Bikarbonat überführt.

In seiner Physiologie bemerkt Pfeffer ganz richtig, daß hiermit nicht erklärt ist, warum nun der Kalk in einem Falle an den Wasserpflanzen haftet und im anderen nicht, und noch weniger ist aus diesen wie aus anderen Versuchen ersichtlich, welche Faktoren die vielfach eigenartigen (S. 79) und zu den Lebensäußerungen der Gesamtpflanze in Beziehung stehenden Einlagerungen von Kalk an bestimmte Teile und Regionen der Algenmembranen bannen.

Wie wenig hier die Situation geklärt ist, ergibt sich u. a. aus der Tatsache, daß in den Membranen der Acetabularia auch Kalziumoxalat vorkommt (S. 80).

Diese und ähnliche Erfahrungen haben zu mancherlei Erörterungen Anlaß gegeben und speziell die Frage nahe gelegt, ob denn überall die Kalkmasse außen entstehen und von außen her aufgelagert werden müsse, oder ob sie nicht auch aus der Zelle könne sezerniert werden. Da exakte Versuche, namentlich an Florideen und Siphoneen, die hier wohl allein entscheiden könnten, fehlen, mag auf Pfeffer, Kohl und die dort genannte Literatur verwiesen sein.

Das Gegenstück zu den Kalkalgen bilden andere, welche den Kalk aufzulösen imstande sind, und wenn auch die Furchensteine der alpinen usw. Seen ihre Furchen nicht der lösenden Tätigkeit von Algen verdanken, wie

erst neuerdings wieder Schröter und Kirchner zeigten, so gibt es zweifellos Arten, welchen diese Fähigkeit zukommt, z. B. den in Muschelschalen lebenden Formen, welche u. a. Bornet und Flahault beschrieben haben. Ausscheidungen der lebenden Zellen müssen wohl die Lösung des Substrats bedingen, welcher Art diese sind ist nicht untersucht, im allgemeinen wird man geneigt sein, analoge Prozesse anzunehmen wie an den Wurzeln höherer Pflanzen.

Stickstoff.

Von den höheren Pflanzen ist bekannt, daß für sie Nitrate die besten N-Quellen sind und daß — vorläufig mit wenigen Ausnahmen — Ammoniaksalze die geringere Nährfähigkeit besitzen. Für Hormidium und verwandte Algen aber bestätigen Molisch sowohl wie Benecke, daß Nitrate und Ammoniaksalze gleich gut Verwendung finden können, derart, daß z. B. Ammoniumphosphat als einzige Stickstoffquelle vortrefflich geeignet ist.

Damit harmoniert Bineau's Angabe, wonach Hydrodictyon, »Conferva vulgaris« u. a. NH_4Cl nehmen; es kontrastiert der von Benecke bestätigte Nachweis Löw's, daß gewisse Spirogyren schon in 0,1 %iger Salmiaklösung zu grunde gehen. Freilich bei sehr starker Verdünnung wird das fragliche Salz von denselben Spirogyren verarbeitet, und andere Arten der Gattung, die z. B. an Kloakenmündungen, in Pfützen usw. leben, dürften kaum so empfindlich sein (Chick).

Bei erneuten Versuchen müßte man wohl mit Benecke berücksichtigen, daß es durchaus nicht gleichgültig ist, an welche Säure gebunden das Ammonium gegeben wird. Auch für die Nitrate ist es vielleicht nicht irrelevant, in welcher Form sie vorhanden sind, wenigstens geben Löw und Bokorny an, daß Natronsalpeter dem Gedeihen von Spirogyren günstiger sei als Kalisalpeter. Letzterer führte z. B. eine erhöhte (pathologische?) Stärkebildung herbei, doch sind die Versuche der genannten Autoren zu kurz beschrieben, um ein richtiges Urteil über diese Verhältnisse zu gestatten. Wyplel aber macht ähnliche Angaben. Arber's Versuche über den Einfluß der Nitrate scheinen mir nicht kritisch genug zu sein.

In N-freien Kulturen findet eine Überverlängerung der Algenzellen statt. Die Chromatophoren bleiben im Wachstum zurück und verblassen. Solches Etiolement aus N-Hunger zeigen Vaucherien, Cladophoren, Conjugaten usw. Fehlen des Stickstoffes befördert außerdem die Bildung von Sexualorganen nach Benecke, wie noch später besprochen werden soll.

Auf Grund verschiedener Versuche glaubte Frank zeigen zu können, daß niedere grüne Algen in der Lage sind, den atmosphärischen Stickstoff direkt zu verarbeiten, und gleiches schien zunächst aus Untersuchungen hervorzugehen, welche A. Koch und Kossowitsch, sowie Schloesing und Laurent anstellten. In diesen Versuchen ergab sich, daß Sand- und andere Böden, welche mit einer Decke von Algen versehen sind, an Stickstoff erheblich zunehmen — am Ende des Versuchs oft das drei- bis vierfache des ursprünglichen N-Gehaltes aufweisen. In allen Kulturen aber waren Gemenge verschiedener Algen (Cystococcus, Stichococcus, Scenedesmus, Phormidium, Nostoc mit einer großen Masse von Bakterien gegeben, deshalb ist auch kein Beweis erbracht, daß gerade die Algen die verantwortlichen Stickstoffmehrer sein sollten. Die letzteren als solche anzusprechen, lag indes nahe, da nur im Licht Stickstoffzunahme erweislich war.

Erneute Kulturen von Koch und Kossowitsch aber wiesen den richtigen Sachverhalt nach. Es gelang, einen Cystococcus völlig rein und frei von Bakterien zu gewinnen. In solchen Reinkulturen fand keine N-Anreicherung statt; wie jede andere grüne Pflanze wirtschaftete auch der Cystococcus mit der ihm gebotenen Menge von Nitraten.

In ähnlicher Weise zeigten Krüger und Schneidewind, wie auch Charpentier, daß Cystococcus humicola, Stichococcus, Chlorella und Chlorotheeium keinen freien Stickstoff verarbeiten.

Freilich, wenn sich zum Cystococcus Bakterien gesellen und sich auf seinen Membranen ansiedeln, dann nehmen diese den Stickstoff auf, verarbeiten ihn und führen ihn ev. an die Alge ab. Diese Fähigkeit aber wird gesteigert durch Ernährung der Mikroben mit Zucker und ähnlichen Substanzen. Solche aber zu liefern, ist die Alge befähigt, und wenn nun gezeigt wird, daß in Mischkulturen die Beleuchtung die N-Absorption fördert, so kann dies wohl nur darauf beruhen, daß die Algen einen Teil der photosynthetisch gewonnenen Substanzen an die Umgebung ausliefern. Wir hätten damit wohl eine Form der Symbiose, die freilich noch besser geklärt werden muß. Versuche von Bouilhac vermochten überhaupt keine Assimilation freien Stickstoffes bei Ulothrix u. a. nachzuweisen, während Nostoc punctiforme in Symbiose mit Bakterien in dieser Richtung tätig war.

Reinke hat sodann für eine Symbiose der Laminarien und des Volvox mit stickstoffbindenden Bakterien (Benecke und Keutner) plädiert. Der Beweis für diese Hypothese steht indes noch aus.

In neuerer Zeit ist, besonders von Brandt angeregt, mehr als einmal die Frage diskutiert worden, in welchen Mengen und in welcher Form der Stickstoff den Wasserpflanzen zur Verfügung stehe, ev. auch, woher derselbe stamme. Im Süßwasser sind salpetersaure Salze überall vorhanden: z. B. gibt Chodat auf Grund der Untersuchungen verschiedener Autoren für den Genfer See Forel 0,81 mg, für den Lac de Gerardmer 0,07 mg Salpetersäure pro Liter an, im Lac de Bourget steigt der Gehalt auf 1,5 mg und in holsteinischen Seen findet Brandt 1—3, in anderen sogar 3—12 mg pro Liter.

In Meeresabschnitten, die von Land eng umschlossen werden, fehlten Salpetersäure und deren Salze nicht, z. B. finden sich in der Kieler Bucht 1—3 mg pro Liter Brandt. Dagegen werden solche auf hoher See ungemein spärlich, und der sorgfältige Natterer gibt an, daß er im Mittelmeer, dem Roten Meer usw. kaum Spuren von Salpetersäure finden konnte. Salpetrigsaure Salze sind etwas reichlicher vorhanden, immerhin aber so, daß Zahlen nicht zu geben sind. Quantitativ bestimmbar sind dagegen die Ammoniumverbindungen, und an solchen enthält nach Thoulet (s. Brandt) das Rote Meer 0,17, der Golf von Bengalen 0,14, die Küste von Cochinchina 0,34 mg; nach anderen Angaben finden sich in der Adria 0,14, bei Scheveningen 0,13 mg, in der Nordsee (Brandt) meist mehr als 0,1 mg Ammoniak im Liter. Im allgemeinen ist das Ammonium in der Nähe des Seebodens reichlicher vorhanden als in der freien See.

Da viele Algen, wie wir oben sahen, ganz gut mit Ammoniumverbindungen fortkommen, ist das Fehlen der Nitrate in der See nicht gerade beängstigend; um so weniger, als auch im Salzwasser nitrifizierende Bakterien in genügender Menge vorkommen, die imstande sind, den auf Salpetersäure geaichten Feinschmeckern den Tisch zu decken.

Wie nun dieser Gehalt an Nitraten und Ammoniumverbindungen zustande komme, darüber haben kürzlich Brandt und Reinke debattiert. Brandt weist auf die großen Mengen von Stickstoffverbindungen hin, die alljährlich von den Flüssen in die Meere hinausgeführt werden. Sie müßten sich nach unserem Autor anhäufen, wenn nicht die von Baur, Gran, Feitel in der See nachgewiesenen denitrifizierenden Bakterien in

energischer Arbeit einen großen Teil der fraglichen Substanzen in freies N überführten.

Reinke dagegen legt dem Zufluß durch die Süßwässer einen relativ geringen Wert bei, ebenso bemißt er den Zuwachs an N, welchen der Regen bringt pro Jahr durchschnittlich 1 mg im Liter Regenwasser, nicht hoch, glaubt vielmehr, daß in erster Linie stickstoffbindende Bakterien, welche Benecke und Keutner im Meerwasser reichlich fanden, für den Ersatz des verbrauchten oder verlorenen Stickstoffes verantwortlich zu machen seien.

Die Beantwortung solcher Fragen ist natürlich für die Meeresbiologie von fundamentaler Bedeutung, allein bis jetzt scheint mir noch nicht die genügende Basis zu einer ziffernmäßigen Berechnung aller einschlägigen Faktoren gegeben zu sein. Die erwähnten Auffassungen aber dürften noch zu einseitig einen Faktor betonen.

Wir hätten kaum nötig gehabt, diese Dinge zu berühren, wenn nicht Brandt die Frage aufgeworfen hätte, ob denn der Stickstoff des Wassers für alle Fälle ausreiche. Vom theoretischen Standpunkte würde man das wohl bejahen, weiß man doch, daß die Pflanzen förmliche Attraktionszentren für Nährstoffe sind und dies besonders dokumentieren, wenn letztere in minimaler Menge auftreten. Man denke nur an die Kohlensäureaufnahme aus der Atmosphäre, ev. auch an das berühmte Jod (s. unten). Zudem ergibt sich z. B. aus Befunden Nathansohn's, daß Codien, Chaetomorphen, Bryopsis, Taonia, Ceramien usw. salpetersaure Salze erheblich speichern, wenn im Meerwasser nur 0,002% davon vorhanden sind.

Trotzdem glaubt Brandt, daß der Stickstoffgehalt des Meeres einen Einfluß auf die Menge des Planktons habe. Man findet in holsteinischen Seen viel Plankton, wenn sie viel N, wenig, wenn sie wenig N enthalten. Besonders aber wird die relative Armut tropischer Meere an Plankton gegenüber den nordischen auf den geringeren N-Gehalt der ersteren zurückgeführt. Letzterer aber erklärt sich aus der Tätigkeit der Denitrifikationsbakterien, die bei 5° kaum, bei 20–25° aber recht energisch arbeiten. Die Auffassung verdient genauere Prüfung nach den Methoden, die Brandt selbst angegeben, ev. nach anderen. Daß sie aber siegreich durchdringen wird, vermag ich vorläufig nicht zu glauben, zumal Brandt die direkten Wirkungen von Temperatur und Licht mir viel zu gering anzuschlagen scheint.

Die Kieselsäure ist offenbar für viele Algen kein Bedürfnis, mögen auch braune Algen 0,5—1,5%, Cladophoren gar 10% der Reinasche an Kieselsäure enthalten (s. Zusammenstellung bei Kohl, dazu Wille). Nur die Diatomeen werden kaum ohne Silizium auskommen können. Experimente freilich, welche die Unentbehrlichkeit des Si dartun, sind nicht vorhanden. Man weiß nur, daß Plankton-Diatomeen der Hochsee häufig einen sehr dünnen Kieselpanzer führen (s. Abschnitt Plankton).

Wanderung der Nährstoffe.

Da die Algen vom Wasser allseitig umspült sind und zweifellos auf ihrer ganzen Oberfläche Salze aufnehmen können (S. 132), ist von einer ausgiebigen Wanderung der Nährmaterialien in dem Sinne wie bei den höheren Pflanzen wohl nicht die Rede. Immerhin läßt sich eine Ortsveränderung gewisser Elemente nachweisen. Wille zeigte, daß bei den laubwerfenden Laminarien Phosphor- und Stickstoffverbindungen weit weniger im alten Teile des Thallus gegeben sind als im jungen; er schließt wohl mit einigem Rechte daraus, daß eine Rückwanderung aus den zum Abfalle bestimmten Flächen in die jüngeren erfolgt. Weiteres freilich ist bislang nicht bekannt.

Jod. Natürlich nehmen auch die Algen mancherlei Substanzen aus der Umgebung auf, welche für den Stoffwechsel als solchen wohl entbehrlich sind. Unter diesen erwähnen wir zunächst das Jod.

Gewöhnlich wird angegeben (s. Roth), daß im Meerwasser 0,2 mg Jod pro Liter gegeben seien. Gautier hat aber gezeigt, daß die Sache ein wenig anders liegt. In größeren Tiefen (ca. 800 m) ermittelte er das Jod in anorganischen Verbindungen, und zwar 0,15 mg pro Liter; in den oberen Regionen der Meere ist nach diesem Autor aber kein Jod, an Alkali gebunden, zu finden; hier ist alles in komplizierterer organischer Bindung vorhanden. Er fand an der Oberfläche in summa ca. 2,4 mg Jod im Liter; von diesem sind etwa 0,6 mg in den lebenden Organismen des Planktons gespeichert, 1,8 mg aber konnte als organische Jodverbindung bestimmt werden, und Gautier nimmt an, daß letzteres aus halbzersetzten Organismen herrühre. (S. a. Bourget).

Schon aus dem Gesagten ersieht man, daß Pflanzen Jod in ziemlicher Menge aufnehmen. Die Jodpflanzen *κατ' ἐξοχήν* aber sind die Laminarien. Laminaria digitata enthält in seiner Asche nach Gödechens 3,62% Jodnatrium, und nach Gautier ergeben 100 g des Frischgewichtes von derselben Pflanze 0,061 g Jod. Danach ist es nicht verwunderlich, daß Flückiger durch eine einfache Methode in getrockneten Laminariastielen jenes Element direkt nachweisen konnte.

Aber es ist unverkennbar, daß nicht einmal alle Laminariaceen so viel Jod enthalten. Saccorrhiza bulbosa z. B. beherbergt im lebenden Zustande nur 0,0077% Jod, und ebenso ist die Asche anderer Tange weit ärmer an jenem Element, Fucus serratus z. B. enthält 1,3% NaJ, Fucus vesiculosus 0,37% usw.

Wenn nun auch die Technik aus guten Gründen die Aschen aller dieser Tange verwertet, so ist doch klar, daß die Laminarien die Basis für die Jodgewinnung abgeben müssen. (S. a. Cohn).

Die Jodspeicherung ist aber nicht auf die Phaeophyceen beschränkt, in Chondrus crispus und Gigartina wies Flückiger Spuren von Jod nach, in Batrachospermum fand Gautier 1,2 mg auf 100 g Trockensubstanz, in Ulothrix 2,4 mg, in Cladophora 0,98 mg, Tatsachen, die zum Teil schon Chatin bekannt waren. Übrigens fehlt Jod ja auch in Phanerogamen nicht.

Golenkin zeigte nun, daß bestimmte Rindenzellen (der jüngeren Sprosse) von Bonnemaisonia asparagoides unter gewissen Bedingungen Substanzen enthalten resp. ausscheiden, welche Stärkekleister blau färben, und ähnliches wurde für das Drüsensekret eines Käfers nachgewiesen.

Hier wie in den anderen Fällen ist vorläufig nicht erkennbar, ob das Jod als Alkalisalz oder in organischer Bindung vorkommt. Für letzteres scheint ja manches zu sprechen, und besonders von medizinischer Seite ist man geneigt, solches anzunehmen, seit Baumann in der Schilddrüse des Menschen das Thyrojodin aufzeigte (Eschle). Erwiesen ist aber in dieser Richtung nichts. Ebenso wenig vermag man für die Jodverbindungen in den Algen eine bestimmte Funktion zu demonstrieren. Immerhin machen die Beobachtungen Golenkin's, falls sie sich bestätigen, eine bestimmte biologische Bedeutung der joderfüllten Zellen wahrscheinlich.

Die Aufnahme des Jods in die Algen ist einer der bekanntesten Fälle vom quantitativen Wahlvermögen der Algen, natürlich aber nicht der einzige. So weist Pfeffer darauf hin, daß nach Forchhammer Padina Pavonia in der Asche über 8% Mangan enthält. Lehrreich in dieser Rich-

tung sind auch A. Meyer's und Hansen's Analysen des Zellsaftes von Valonia, welche zeigen, daß in diesem Falle das KCl im Zellsafte viel reichlicher gespeichert wird als das NaCl. Darüber berichten wir an anderer Stelle, verzichten im übrigen auf weitere Details.

Verbindungen, welche nicht in den Ernährungsstoffwechsel eingehen, können doch nach ihrer Aufnahme durch die Zelle Wachstum und Vermehrung beeinflussen, indem sie als Reiz wirken.

So zeigen nach Oxo Protococcen, Hormidien, Stigeoclonien u. a. eine gesteigerte Vermehrung, wenn den Kulturen geringe Mengen von Zink-, Eisen-, Nickelsulfat, von Fluornatrium, Lithiumnitrat usw. zugesetzt werden.

2. Der Gasaustausch.

Um über den Gaswechsel innerhalb und außerhalb der Algenzelle die nötige Klarheit zu gewinnen, wäre eine genaue Kenntnis der Menge des im Süß- und Seewasser gegebenen Gases, speziell des Sauerstoffes und der Kohlensäure, erwünscht. Nun sind die Wässer fast aller Binnenseen und Meere teils von festen Stationen, teils von Expeditionsschiffen aller Flaggen aus geprüft und durchanalysiert worden, allein diese Untersuchungen mußten aus nahe liegenden Gründen vielfach etwas kursorisch gestaltet werden, und so liefern sie wohl noch nicht immer eine genügende Basis für eine physiologisch-biologische Fragestellung. Trotzdem liegen heute eine Anzahl von Arbeiten vor, welche uns über die wichtigsten Dinge gut orientieren; es sind das besonders die Untersuchungen von Tornoe, Jacobsen, Natterer und Buchanan an Seewasser, von Hoppe-Seyler und Genfer Forschern (S. Forel) an Süßwasser. Die Arbeiten von Tornoe und Hoppe-Seyler genügen zur Orientierung. Ich folge zunächst letzterem.

Dieser fand im Bodenseewasser, das in 2 m Tiefe bei 14° und 725 mm Barometerstand geschöpft war, 13,25 ccm Stickstoff und 6,73 ccm Sauerstoff per Liter; daraus ergeben sich 33,67% des Gesamtvolumens beider Gase an O.

Legt man nun die von Dittmar u. a. (s. Hoppe-Seyler) experimentell festgestellten Absorptionskoeffizienten der beiden Gase für chemisch reines Wasser zugrunde, so berechnet sich aus diesen bei gleicher Temperatur und gleichem Barometerstand der Quotient $\frac{O_2}{N_2} = \frac{33,6}{66,4}$, und damit ist erwiesen, daß sich das Oberflächenwasser aus der überlagernden Luftschicht mit O und N sättigt, in Abhängigkeit allein von der herrschenden Temperatur und dem zurzeit gegebenen Barometerstand. Die wenigen im Bodensee gelösten Salze beeinflussen den Prozeß nicht, und, was wichtiger ist, auch die Salze des Meeres üben keinen merklichen Einfluß auf die Masse der absorbierten Gase, denn z. B. die Challenger-Expedition fand 33—35% O. Jacobsen gibt für die Nordsee 33,64—34,14% an und Tornoe für die nordischen Meere bis zu 35,64%. Diese geringen Abweichungen können das obige Gesetz ebenso wenig stören wie die Befunde von Walter (s. Forel), der im Genfer See 31,4% des Gasgemenges als Sauerstoff bestimmte. Hier handelt es sich offenbar um sekundäre Lokalerscheinungen, ev. zum Teil auch um unvermeidliche Analysenfehler.

Hoppe-Seyler und ein Teil der oben genannten Forscher haben aber

gezeigt, daß nur in den oberen Wasserschichten jenes Verhältnis von O zum N genau eingehalten wird; in den Tiefen fällt dasselbe etwas anders aus, und zwar bemerkt man eine geringe Einbuße an Sauerstoff; so fand Hoppe-Seyler schon bei 5—150 m ein Minus von 0,6—0,7% Sauerstoff. Natterer wies im Mittelmeer erst von 50 m an ein gewisses Defizit nach, das sich bei 600—700 m auf 1—1,5% steigerte. Tornoe fand bei 120 m noch 33,9%, weiter unten ebenfalls ein Defizit. Woher dasselbe rührt, ist nicht ganz klar. Hoppe-Seyler führt es auf Verbrauch durch Organismen zurück, der von oben her nicht genügend ersetzt werde. Ich erwähne das der Vollständigkeit halber: für das Leben der Organismen, speziell der Algen, die ja nicht übermäßig tief hinabsteigen, dürften die kleinen Differenzen kaum in Frage kommen, denn es bleiben bei ca. 400 m noch 28—29% der gesamten Gasmenge an Sauerstoff übrig, und das ist mehr als den Landpflanzen überhaupt zur Verfügung steht, sind doch in der Atmosphäre nur 20,8% Sauerstoff vorhanden.

Die Gase diffundieren durch das Wasser nur sehr langsam und Hüfner hat aus der Diffusionsgeschwindigkeit berechnet, wie lange ein bestimmtes O-Quantum gebraucht, um den Grund des Bodensees auf diesem Wege zu erreichen. Er kommt zu riesigen Zahlen, unter der Voraussetzung, daß das Wasser ruhe. Tatsächlich aber bleiben Strömungen verschiedenster Art wenigstens nicht in den Regionen aus, in welchen Pflanzen leben. Deshalb scheinen mir jene Rechnungen, so interessant sie sind, für die Beurteilung des Pflanzenvorkommens vorläufig nicht verwertbar zu sein.

Was wir soeben erzählten, bezieht sich auf große Wassermassen. In kleinen Teichen, Sumpflöchern, Gräben usw. kann sich die Situation natürlich ganz erheblich ändern. Knauthe hat denn auch gezeigt, daß in ihnen bei starker Durchwärmung event. Sauerstoffmangel eintritt, der freilich wieder beseitigt wird, wenn grüne Organismen eine energische Assimilationstätigkeit entfalten. Das sind Erfahrungen, die ja auch vielfach von Züchtern gemacht wurden, welche Tiere und Pflanzen im gleichen Aquarium hielten. Vielleicht wäre es lohnend, einmal in verschiedenen Gewässern Bestimmungen vorzunehmen und dann genauere Bilanzen aufzustellen.

Für die Kohlensäure gilt in vieler Beziehung ganz ähnliches, wie für die vorher besprochenen Gase. Im Meerwasser von 3,5% Salzgehalt fanden die S. 139 genannten Autoren ziemlich konstant etwa 97 mg CO_2 im Liter: davon entfallen auf Karbonate rund 53 mg, auf Bikarbonate 44 mg. Tornoe, Jacobsen u. a. hatten geglaubt, daß mit obigen Zahlen der CO_2-Gehalt des Meeres erschöpft sei, daß sie also ausschließlich gebunden vorkomme. Hamberg aber zeigte, daß tatsächlich auch freie Kohlensäure gegeben ist, freilich nur wenig, nämlich in ungefähr 1% der gesamten Menge. Zu solchen Befunden stimmen nun wieder diejenigen von Hoppe-Seyler. Dieser fand im Bodensee 100—107 mg CO_2 pro Liter, davon waren 7—8 mg frei, 46—48 mg als Karbonat und etwa ebenso viel als Bikarbonat vorhanden.

Aus solchen Angaben geht hervor, daß Salzgehalt und CO_2-Menge durchaus nicht konform gehen, und Hamberg hat auch besonders betont, daß bei Verdünnung des Meerwassers der Kohlensäuregehalt durchaus nicht entsprechend der Verdünnung sinken muß. Ich fand denn auch in Ostseewasser von 1,2% Salz 47,5 mg Carbonat, 25 mg Bicarbonat p. Liter.

Schon daraus geht hervor, daß die oben erwähnten Zahlen nicht den Anspruch auf Allgemeingültigkeit erheben können. Man braucht ja auch nur an die kohlensauren Mineralwässer zu erinnern und darauf hinzuweisen, daß in Bächen, Flüssen, Tümpeln usw. der Boden, welcher sie einschließt, ganz verschiedene Salze abgiebt, die nun ihrerseits die

CO_2-Bindung hemmen oder fördern mögen. Und wenn dann jene verschieden gesättigten Wasserläufe in größere münden, werden sie auch ihre Wirkung nicht verfehlen.

Zahlen im einzelnen zu geben, scheint mir unnötig, um so mehr, als aus mancherlei Versuchen hervorzugehen scheint, daß auch die geringsten Kohlensäuremengen des Wassers vollauf ausreichen, um die Photosynthese zu unterhalten.

An welche Basen die Kohlensäure gebunden ist, läßt sich bei dem ziemlich komplizierten Salzgemenge, das im Wasser gelöst ist, kaum sagen. Im Süßwasser macht man den Kalk verantwortlich, im Seewasser Alkalien. Wie man sich das zu denken habe, setzt für den letzteren Fall Hamberg auseinander.

Die in Luft wachsenden Algen verhalten sich bezüglich des Gasaustausches zweifellos wie andere der Spaltöffnungen entbehrende Gewächse (z. B. Pilze) oder auch wie die an Interzellularen grenzenden Zellen höherer Pflanzen. Die aufzunehmenden Gase gehen bei Berührung mit der Zelle in Lösung und diosmieren nun in das Innere derselben. Die auszuscheidenden Gase werden erst aus der Lösung frei, wenn sie an die Oberfläche der Zelle transportiert sind. Die Sache würde sich wohl bezüglich der untergetauchten Wasserpflanzen genau so verhalten, wenn Merget's Auffassung zuträfe, wonach alle Wasserpflanzen nicht direkt mit dem flüssigen Medium in Berührung stehen, sondern durch eine, wenn auch höchst minimale Luftschicht von diesem getrennt sind. Pfeffer hebt mit Recht hervor, daß dies weder erforderlich, noch auch sicher erwiesen ist, und mir scheint diese Vorstellung besonders schwierig für diejenigen Wassergewächse, welche mit einer halb festen, halb flüssigen Schleimhülle umgeben uns entgegentreten. Sie stimmt auch kaum mit den Angaben von Wiesner und Molisch, wonach Gase als solche nicht durch den Thallus von Ulva und Caulerpa diffundieren.

Bei den untergetauchten Gewächsen wird demnach das aufzunehmende Gas nicht erst bei Beginn der Aufnahme gelöst, sondern dieser Prozess ist bereits im umgebenden Medium vollzogen, und es bedarf nur noch einer Aufnahme auf osmotischem Wege. Hierbei werden nach Devaux, auf dessen eingehende Darlegungen ich überhaupt verweise, die Zellen resp. Zellwände mit derselben Leichtigkeit von den gelösten Gasen passiert, wie eine Wasserlamelle. Auf weitere, für alle Pflanzen und die in Frage kommenden Gase geltenden Gesetzmäßigkeiten brauche ich unter Hinweis auf Pfeffer u. a. nicht einzugehen.

Die mit Interzellularen versehenen höheren Wasserpflanzen scheiden bekanntlich einen Teil der gelöst aufgenommenen Gase in freier Form in die inneren Hohlräume aus. In diesen werden die letzteren gespeichert oder treten durch beliebige Öffnungen in Blasenform hervor. Ein analoger Prozeß wird sich bei den, immerhin wenigen, Algen abspielen, welche Hohlräume im Innern führen, also bei den mit Schwimmblasen versehenen Fucaceen, manchen Phaeosporeen wie Asperococcus, Scytosiphon u. a., den Enteromorphen usw. Hier wie dort schwankt die Zusammensetzung der Innenluft naturgemäß je nach den Leistungen, welche die umgebenden Gewebe vollführt haben, d. h. nach Atmungs- und Assimilationsenergie, nach Temperaturen usw. Unter gewissen Bedingungen werden wir Gase annähernd in dem Verhältnis vorfinden, in welchem sie im Wasser gelöst sind, so fand Wille in den Blasen von Fucus vesiculosus und Ozothallia nodosa bis 37% Sauerstoff, während er freilich CO_2 völlig vermißte. Eine erhebliche Steigerung des Gasgehaltes und Druckes überhaupt ist in

den Hohlräumen von Formen zu verzeichnen, welche in sehr tiefem Wasser leben. Nach Berthold platzten Exemplare von Asperococcus und Stictyosiphon infolge starker Ausdehnung ihrer komprimierten Innenluft, als sie mit dem Schleppnetz aus größeren Tiefen heraufgeholt wurden.

Aber nur wenige von den oben genannten Formen (Scytosiphon, Hydroclathrus u. a.) sind mit phanerogamen Wasserpflanzen bezüglich der Interzellularen und der Fortleitung von Luft durch diese direkt vergleichbar, schon bei den Fucaceen, bei Macrocystis u. a. sind die Blasen derart lokalisiert, daß von einer allgemeinen Nutzbarmachung derselben für die Durchlüftung der Gewebe nicht mehr die Rede sein kann. Die letzteren schließen sich der großen Masse von Algen an, deren völlig kompaktes Gewebe auch nicht die Spur von luftführenden Räumen erkennen läßt. Bei allen diesen kann die Aufnahme und Fortleitung von Gasen nur durch wässerige Lösung erfolgen, genau so wie u. a. auch anorganische Salze müssen transportiert werden. Daß auf diesem Wege auch die zentralen Teile eines dicken Stammes von Laminaria, Lessonia usw. mit Sauerstoff versorgt werden, erscheint immerhin bemerkenswert.

An allen Wasserpflanzen, speziell an den letztgenannten Algen, wird der Gasaustausch äußerlich (durch Bildung von Luftblasen) nicht bemerkbar, wenn nur so viel Sauerstoff usw. ausgeschieden wird, als im Wasser gelöst werden kann.

Sobald aber infolge intensiver Assimilationsarbeit Sauerstoff im Überschuß produziert wird, oder aus anderen Gründen andere Gase von den Zellen selbst hergegeben werden, müssen Gasblasen auftreten und an der Oberfläche der Algen bemerkbar werden. Sie lösen sich los und steigen isoliert empor, häufig aber haften sie an der Oberfläche der Zellen, werden zwischen verschlungene Fäden und Zweiglein festgeklemmt, vereinigen sich auch zu größeren Blasen und reißen dann die ganzen Algenmassen, soweit sie nicht festgewachsen sind, mit empor. So steigen besonders an sonnigen Frühlingstagen Spirogyren, Zygnemen usw. an die Oberfläche von Gräben, Tümpeln und Seen; andere Formen (z. B. Hydrodictyon) zeigen zu anderen Zeiten dieselbe Erscheinung, und das Emporsteigen der Enteromorphen ist nur insofern verschieden, als bei diesen die Gase in den inneren Hohlraum hinein abgeschieden werden.

Haften die Gasblasen nicht allzu fest, dann lösen sie sich nach ziemlich kurzer Zeit los, und die Algen können bei Dunkelheit wieder abwärts sinken, d. h. sobald die äußeren Bedingungen für die Erzeugung neuer Gasblasen aufhören. Am Morgen kann wieder ein Emporsteigen erfolgen.

Besonders Devaux hat aber sehr richtig darauf hingewiesen, daß die eben geschilderte, altbekannte Erscheinung durchaus nicht immer in einer Gasentbindung aus dem Innern der Zellen und Gewebe ihren Grund haben müsse, sondern daß rein physikalische Ursachen den nämlichen Erfolg erzielen können. Auf dem Boden der Gewässer liegende Pflanzenteile, Holzstücke usw. steigen auf mit einer einfachen Erwärmung des Wassers, welche gelöste Gase frei macht, sie sinken mit der Abkühlung, wenn die Gasentbindung sistiert oder rückgängig gemacht wird.

Im Freien werden beide geschilderten Prozesse gleichsinnig zur Herbeiführung schwimmender »Watten« mitwirken.

Natürlich kommt das Schwimmen resp. Schweben kleiner Formen durchaus nicht immer durch anhaftende Luftblasen zustande; am wenigsten bei den Algen des Planktons, die später noch zu besprechen sein werden.

3. Die Atmung.

Das Sauerstoffbedürfnis der meisten Algen ist nicht wesentlich anders als das höherer und niederer Pflanzen überhaupt. So konnte CHARPENTIER an Cystococcus, PALLADIN an Chlorothecium saccharophilum ein ausgiebiges Wachstum bei Luftzufuhr, eine völlige Sistierung der Vermehrung oder doch eine erhebliche Hemmung bei Sauerstoffmangel konstatieren. Der Atmungskoeffizient war $\frac{CO_2}{O_2} < 1$ bei Chlorothecium. Doch das ist nicht überall so, denn LOVÉN gibt an, daß bei Meeresalgen im allgemeinen $\frac{CO_2}{O_2} = 1$ sei. Sie betont freilich auch, daß dies nicht immer zutreffe; es gäbe Zeiten, in welchen die Algen viel mehr CO_2 ausgeben, als der aufgenommenen Sauerstoffmenge entspricht.

Das deutet schon auf die Fähigkeit zu intramolekularer Atmung hin. LOVÉN zeigte, daß Algen des Meeres auch die letzten Spuren O dem umgebenden flüssigen Medium entreißen können, und daß sie nachher trotz völligen Schwindens des O immer noch ziemlich bedeutende Mengen von CO_2 abgeben. Die Fähigkeit zu normaler Atmung geht damit nicht verloren, bei O-Zufuhr setzt letztere wieder ein. Ob bei O-Abwesenheit das Wachstum sistiert wird, ersehe ich aus LOVÉNS Arbeit nicht, die ich leider nur nach einem kurzen Resümee verstehe.

Auch Süßwasser- und Luftalgen zeigen intramolekulare Atmung; CHARPENTIER wies nach, daß sein Cystococcus bei O-Zufuhr Spuren, bei O-Abschluß erhebliche Quantitäten von Alkohol bildet, besonders dann, wenn er mit Glykose ernährt wird. PALLADIN beobachtete bei Chlorothecium ein rasches Sinken, aber keine völlige Sistierung der CO_2-Produktion, wenn O fehlte. Die Kohlensäurebildung war in Raffinose und Mannit recht gering, etwas besser in Glykose und Saccharose. Wurde solchen Kulturen von neuem Sauerstoff zugeführt, dann steigerte sich die Kohlensäurebildung ungemein rasch, ging für eine kurze Zeit weit über das normale Maß hinaus, um ebenso schnell wieder auf dieses zu sinken. So z. B. fand L. PETRASCHEVSKY, welche PALLADIN's Versuche ergänzte, daß eine Raffinosekultur des Chlorothecium, welche zeitweilig in Wasserstoffatmosphäre verweilt hatte, die folgenden Atmungskoeffizienten zeigte, als sie wieder mit O in Berührung kam. Nach drei Stunden war $\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}83$, nach neun St. $= 2{,}5$, nach 15 St. wieder $= 0{,}81$. Freilich gaben nicht alle Nährstoffe dieses Resultat, z. B. fielen die Versuche mit Mannit anders aus.

Über die daraus zu ziehenden Schlüsse wolle man bei PALLADIN nachsehen.

Die geschilderten Vorgänge bedeuten natürlich eine partielle Anaërobiose. Ein typisches Beispiel für solche aber liefern die Characeen, von welchen wir schon auf S. 89 berichteten. KÜHNE, der auch die älteren Autoren würdigt, konnte feststellen, daß gewisse Nitellen über einen Monat im Dunkeln und ohne Sauerstoff am Leben bleiben. RITTER konnte zwar nicht für alle Arten der Gattung die Sache bestätigen, fand aber doch auch, daß manche Arten so und soviel Tage anaërobiontisch zu existieren vermögen.

BEIJERINCK zeigte dann, daß auch Chlorosphaera limicola zu gleicher Lebensweise sehr wohl befähigt ist.

Vorläufig stehen diese Fälle unter den Algen noch ziemlich vereinzelt da, aber auch diese relativ wenigen Wahrnehmungen reihen sich, darauf

ist schon von anderer Seite hingewiesen, zwanglos an das an, was man über die teils fakultative, teils obligate Anaërobiose bei Pilzen kennt, eine der Brücken zwischen beiden physiologisch scheinbar so scharf getrennten Gruppen bildend. Wir werden weiter unten noch mehr kennen lernen.

Sollten sich, wie wohl anzunehmen, weitere Algen finden, welche sich der Nitella analog verhalten, so wäre nach der biologischen Bedeutung dieser Eigentümlichkeiten zu fragen. Diese könnte in dem Umstande liegen, daß zwar weniger die Algen der offenen See, als vielmehr diejenigen der Brackwässer und des Süßwassers nicht selten in stagnierenden oder doch wenig bewegten Wasserabschnitten, Seen, Tümpeln, Hanflöchern usw. gedeihen, in welchen gerade kein Überfluß an Sauerstoff vorhanden sein dürfte; spielen sich doch am Grunde solcher Gewässer die mannigfaltigsten Zersetzungserscheinungen ab, die fast alle auf eine Verminderung des O-Gehaltes hinauslaufen. Berücksichtigt man ferner, daß die phanerogamen Bewohner solcher Standorte fast immer mit großen Interzellularen versehen sind, welche doch zweifellos in irgend einer Form dazu bestimmt wurden, den Sauerstoffbedarf unabhängig von dem im Wasser gelösten O zu decken, so wird es verständlich, daß Algen, welche Interzellularen für diesen Zweck nicht bilden, in der physiologischen Struktur der Zellen Vorkehrungen besitzen, welche ihnen ebenfalls innerhalb gewisser Grenzen Unabhängigkeit vom O-Gehalt des Wassers sichern. Weitere Experimente müssen über die Frage entscheiden.

Da nach meinen Erfahrungen an den meisten Algenstandorten in der See Fäulnisprozesse nicht merklich hervortreten, da außerdem ständige Erneuerung durch Strömungen erfolgt, vermag ich der Auffassung Hansen's nicht zuzustimmen, wonach die braunen und roten Farbstoffe der Meeresalgen Atmungspigmente sind. Wir kommen darauf weiter unten zurück.

4. Die Assimilation des Kohlenstoffes.

Es kann natürlich nicht meine Aufgabe sein, hier die gesamte Photosynthese zu behandeln. Der Leser findet darüber genug bei Pfeffer, Jost u. a. Ich erwähne nur, daß Rosanoff wohl zuerst mit Florideen u. a. in dieser Richtung Versuche anstellte; er wies die Sauerstoffausscheidung nach, experimentierte mit blauen Glocken usw. und berichtete ganz hübsch über seine Beobachtungen. Einige kleine Versuche liegen vor von Rattray und von Palmer, und endlich demonstrierte Beijerinck elegant die Sauerstoffausscheidung der Chlorellen u. a. durch die Blaufärbung von Indigweiß. Er wies auch O-Produktion im Lithiumlicht nach; die Natriumflamme gab ihm keine Resultate.

Das alles möchte ich nicht im einzelnen erörtern. Mit Rücksicht auf unsere speziellen Zwecke erinnere ich deshalb sofort daran, daß besonders seit Engelmann wieder auf die nahen Beziehungen zwischen Farbe und Assimilation hingewiesen ist: diese sind derart, daß im allgemeinen die Komplementärfarben einer jeden Alge die assimilatorisch wirksamen sind. So besitzen die grünen Algen ihr bedeutendstes Assimilationsmaximum nach dem eben genannten Autor im Rot zwischen *B* und *C*, ein zweites, kleineres, das freilich stark umstritten ist, im Blau (Fig. 519, *Grün*). Ferner ist bekannt, daß die Rotalgen in erster Linie die grünen Strahlen zwischen *D* und *E*

Rot Fig. 519 zur Photosynthese verwenden, und daß endlich die Diatomeen eine Assimilationskurve (*Diat.* Fig. 519) besitzen, welche zwischen der bei grünen und roten Algen ungefähr die Mitte hält. Über die Phaeophyceen liegt Ausreichendes nicht vor. Schon ENGELMANN hat aber darauf hingewiesen und PFEFFER hat besonders scharf betont, daß diejenigen Strahlen, welchen wir die Maximalleistung in der Photosynthese der verschiedenfarbigen Algen zuweisen, durchaus nicht allein die wirksamen sind, sondern auch die benachbarten, und daß endlich Spektralbezirke in Tätigkeit treten können, welche von denen recht weit entfernt sind, in die wir den Höhepunkt der jeweiligen Assimilationskurve verlegen.

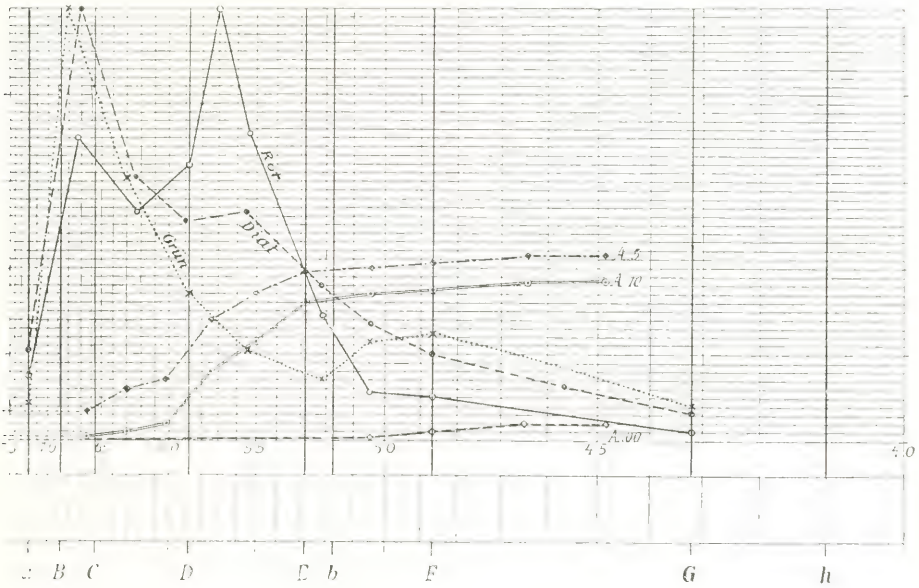


Fig. 519. Assimilationskurven von Chlorophyceen (*Grün*), Florideen (*Rot*) und Diatomeen (*Diat.*) n. ENGELMANN. Dazu Kurven zur Darstellung der relativen Lichtintensität in reinem Wasser bei 5 (A_5), 10 (A_{10}), und 100 Metern (A_{100}) Tiefe n. HÜFNER.

Bei grünen Algen von einiger Dicke werden die Strahlen zwischen *B* und *C* sehr rasch im Gewebe ausgelöscht, dann müssen die gelben usw. Strahlen arbeiten. Ganz ähnlich aber wird die Sache, wenn Chlorophyceen in einiger Meerestiefe wachsen. Wir wissen, daß solche in 10—20 m Tiefe noch ziemlich reichlich zu finden sind; im Golf von Neapel geht die Protococcoidee Palmophyllum auf 100 m hinab, ebenso gedeiht das Seegras Posidonia bei 60 m Tiefe sehr üppig und findet sich noch wachsend etwa 100 m unter der Oberfläche. Wir werden nun in einem späteren Kapitel zeigen, daß im Wasser Strahlen verschiedener Wellenlänge sukzessive ausgelöscht werden: und zwar beginnt die Absorption mit den weniger brechbaren Strahlen, sie schreitet gegen das blaue Ende des Spektrums vor. Das ergibt sich ohne weiteres aus den in Fig. 519 nach HÜFNER gezeichneten Kurven. Ein Vergleich dieser mit der ebenfalls wiedergegebenen Assimilationskurve zeigt alsbald, daß grünen Pflanzen im tieferen Wasser die bestarbeitenden Strahlen sehr rasch entzogen werden, und wenn sie in 50—100 m Tiefe auch das Gelb verlieren, erhebt sich die Frage.

ob sie etwa mit den Strahlen um F etwas anfangen können, die ja nach Engelmann relativ stark, nach Reinke, Pfeffer u. a. aber minder assimilatorisch tätig sind.

Ähnliche Erwägungen gelten für braune und rote Algen mit den Unterschieden, die sich aus der Fig. 519 von selbst ergeben.

Betont sei nur mit Rücksicht auf spätere Erörterungen, daß die photosynthetisch unwirksamen Strahlen nicht schädlich sein müssen. Gewisse Florideen leben ganz gut an der Meeresoberfläche. — Das greift hinüber in ein späteres Kapitel über die Verteilung der Algen unter dem Einfluß des Lichtes.

Hier sei aber noch betont, daß Engelmann's Experimente sich nur auf typisch rote Algen wie Callithamnion usw. beziehen, untersucht wurde meines Wissens bislang nicht, ob andere Florideen sich genau so verhalten. Die Frage scheint mir nicht müßig zu sein. Man bedenke nur, daß viele an der Oberfläche lebende Vertreter der Gruppe violett oder fast braun werden, andere (z. B. Gigartina Teedii bei Neapel) sind mehr grün als rot, und wieder andere (Delesseria, Polysiphonia) bleichen unter dem Einfluß intensiven Lichtes stark aus. Schließlich, welch abweichende Farbe haben Lemanea und Batrachospermum! Untersuchungen über die Assimilation dieser Gewächse werden für die uns beschäftigende Frage wichtige Aufschlüsse ergeben.

Wie das Vortreten des Grün bei oberflächlich wachsenden Florideen, so fällt auch das Auftreten roten Farbstoffes auf, das Hansen bei Bryopsis nachwies. Kehrt dieser Farbstoff, der dem Florideenrot zu entsprechen scheint, vielleicht bei tiefer wachsenden grünen Algen wieder? Das wäre zu prüfen.

Der soeben vorgetragenen und wohl von den meisten Physiologen in den Grundzügen geteilten Ansicht widerspricht Ad. Hansen. Er betrachtet die braunen, roten usw. Farbstoffe als Nebenpigmente, die mit der Assimilation nichts zu tun haben. Sie sind nach ihm Atmungspigmente, bestimmt, die Sauerstoffaufnahme zu erleichtern. Da keine Experimente gemacht wurden, unterlasse ich ein Eingehen auf die Hypothese. Hansen stützt sich hauptsächlich auf die Wahrnehmung, daß die Florideen nahe der Oberfläche gern grünlich werden, in der Tiefe aber rein rot sind. Das bringt er mit der unten erschwerten O-Aufnahme in Verbindung, ohne zu berücksichtigen, daß bislang alle Analysen eine fast völlige Gleichheit des Sauerstoffgehaltes in allen Tiefen ergeben haben.

Das eben Gesagte gilt nur für die bei Florideen, Phaeophyceen usw. normalerweise vorkommenden Färbungen, nicht aber, soweit unsere Kenntnisse reichen, für die farbigen Verbindungen in den Zellen der Chroolepideen und ähnliches, oder für die Pigmente halb und ganz reifer Zygoten, Dauersporen usw. Diesen dürfte eine andere, später zu erörternde Bedeutung zukommen. Zu betonen ist aber, daß wohl immer tätiges Chlorophyll neben den fraglichen Pigmenten gegeben ist. Engelmann konnte wenigstens auch in rein gelb erscheinenden Ruhezellen von Haematococcus pluvialis Chlorophyll und (wenn auch schwache) Assimilation nachweisen, ebenso bei Chroolepus.

5. Assimilate und Reservestoffe.

Stickstofffreie.

Unsere Kenntnisse über die Produkte der Assimilation bei den Algen sind nicht übermäßig erfreulich. Für eine nennenswerte Zahl von Chlorophyceen freilich dürfte ohne weiteres Übereinstimmung mit höheren Pflanzen zu konstatieren sein. Darauf weisen die Versuche von Famintzin und Kraus hin. Sie fanden, daß Spirogyren im Dunkeln entstärkt werden, im Licht aber schon nach 5 Minuten neue Stärke bilden. In ähnlicher *Stärke.* Weise produzieren die übrigen Conjugaten, die Volvocales, die Ulotrichales, Charales, Siphonocladiales und ein Teil der Siphonales (z. B. Udotea nach Küster, Dichotomosiphon nach Ernst) mehr oder weniger reichliche Stärkemassen, die jederzeit leicht nachzuweisen sind. Man wird sie zunächst als das »erste sichtbare Assimilationsprodukt« ansprechen, doch können sie natürlich auch als Reservestoff fungieren. Als solcher freilich tritt auch Öl nicht selten auf. Wir haben ja im ersten Band hinreichend oft erwähnt, wie die Hypnozygoten sich mit fettem Öl füllen, und z. B. für Spirogyren wird von mehr als einem Autor beschrieben, wie die in den Zygoten anfänglich vorhandene Stärke zugunsten des Öles schwindet, nachher aber bei der Keimung wieder auftritt.

Natürlich sind andere Kohlehydrate als Stärke nicht ausgeschlossen, so fand Nägeli Sphärokristalle bei Acetabularien, die in Alkohol konserviert waren; und Leitgeb zeigte, daß man es mit Inulin zu tun habe. Auch bei Bryopsis ist diese Substanz vielleicht gegeben (Küster). Bei Phytophysa und Phyllosiphon (Kap. Parasiten) werden Zellulosekörner angegeben.

Im Gegensatz zu solchen Algen bilden alle Vertreter der »Heteroconten«-Gruppe infolge der Assimilation öl- oder fettartige Tröpfchen, die in Alkohol nicht immer löslich sind. Das haben Klebs und Bohlin gezeigt; Klebs wies auch nach, daß in den normalen vegetativen Zellen eine Substanz vorhanden ist, welche Fehling'sche Lösung reduziert, und beide Autoren zeigten, daß in der Kultur gebotene Zucker von den Zellen der Conferven usw. aufgenommen, gespeichert oder auch in andere Zucker umgewandelt wurden. Danach darf man annehmen, daß das Öl erst aus Kohlehydraten gebildet werde.

Auch bei Vaucheria wird reichlich Öl angetroffen, Stärke nie. Die Öltropfen hängen nach Schmitz und Schimper außen an den Chloroplasten, sie sehen aus, als ob sie aus letzteren herausgetreten wären. Daß sie infolge der Assimilation entstehen, hat Borodin wahrscheinlich gemacht. Schimper bestritt das, allein Fleissig konnte doch zeigen, daß die Borodin'sche, auch von Klebs vertretene Auffassung zu Recht bestehe. Das Öl vermehrt sich im Licht, nimmt im Dunkeln ab usw. Möglich ist nach den genannten Autoren, daß seiner Bildung ein Kohlehydrat voraufgehe. Für das Öl von Bryopsis und anderen Siphoneen dürfte dasselbe gelten.

Ölalgen sind endlich auch die Diatomeen. Schon Lüders 1, 131) hat darauf hingewiesen, daß in den Diatomeenzellen das Öl bei raschem Wachstum abnimmt, aber zunimmt, wenn die Vermehrung verlangsamt wird. Ähnliche Angaben kehren bei späteren Autoren (Pfitzer, Karsten, Lauterborn, Beijerinck) wieder, und man kann sich leicht davon selbst überzeugen, daß dies zutrifft. Genauere Angaben freilich fehlen.

Die Ölmassen sind meistens außerhalb der Chromatophoren zu beobachten, wie diejenigen von Vaucheria. Mereschkowsky aber findet auch

Öl in den Farbkörpern der Diatomeen. Daraus aber zu schließen, daß besondere Elaeoplasten vorliegen, scheint mir nicht notwendig zu sein.

Vereinzelt taucht Öl auch bei Florideen auf, z. B. gibt WAKKER solches für Laurencia und Plocamium in geringen Mengen an (vgl. auch BERTHOLD).

Florideenstärke.

Viele Florideen besitzen in ihren Zellen Körner, welche man auf Grund der sogleich anzugebenden Reaktionen als Florideenstärke bezeichnet hat. NÄGELI, VAN TIEGHEM, BERTHOLD, SCHMITZ, HANSEN, BRUNS berichteten über dieselbe, von den älteren Autoren aber beschäftigte sich ROSANOFF, von den jüngeren KOLKWITZ am eingehendsten mit der Sache.

KOLKWITZ vermißte die fragliche Substanz bei keiner Floridee der Nordsee, und wenn andere Forscher sie nicht immer fanden, so ist das wohl vielfach ein Zufall, der durch die Entwickelungsstufe der untersuchten Objekte bedingt gewesen sein mag.

Die in Rede stehenden Körner zeigen, wie VAN TIEGHEM zuerst fand, Doppelbrechung. Mit Jod färben sie sich bräunlich, gelegentlich mit einem Stich ins Rötliche. Doch das wird anders, wenn man eine mäßige Quellung herbeiführt. Solche erfolgt durch Wasser von 75°, Kalilauge, Chlorzink, Chloralhydrat usw. Am einfachsten erzielt man eine gute Reaktion, wenn man die Objekte mit der üblichen Jod-Jodkaliumlösung halb eintrocknen läßt, oder noch besser, wenn man die Objekte für 24 Stunden in jene Lösung einsetzt.

Auf die eine oder andere Weise gequollene Körner zeigen etwas verschiedene Färbungen.

KOLKWITZ unterscheidet einen Laurenciatypus mit hell weinroter Färbung und einen Furcellariatypus mit blauvioletten Tönen. Diesen beiden Typen schließen sich zahlreiche Florideen an, doch kommen gelegentlich nicht bloß hellere Töne zum Vorschein, sondern auch solche, welche sich mehr dem Blau nähern oder fast mit der üblichen Stärkefarbe identisch sind. Z. B. spricht ROSANOFF für Rytiphloea von einfacher Bläuung der Körner, und ich selbst habe neben den erwähnten Färbungen Reaktionen erhalten, die von dem reinen Blau der normalen Jodstärke nur wenig abwichen, ebenso BELZUNG und HENCKEL. Der Normalton freilich wurde vollständig nicht erreicht. Die Verschiedenheiten im Farbenton müssen wohl in der differenten Ausbildung der fraglichen Körner bei verschiedenen Spezies liegen, denn sie traten z. B. hübsch hervor, als ich auf Polysiphonia nigrescens und Ceramium tenuissimum nach gleicher Vorbehandlung unter dem nämlichen Deckglase Jod-Jodkalium einwirken ließ.

Auch verschiedene Altersstufen können sich wohl verschieden färben, wenigstens erwähnt BELZUNG, daß sich junge Körner besonders leicht bläuen.

Alle Reaktionen sprechen dafür, daß an ihnen die Stärke oder ein ihr sehr ähnlicher Körper beteiligt sei. Diese Annahme wird gestützt dadurch, daß GREENISH durch Auskochen des Sphaerococcus lichenoides Stärke in Lösung brachte, die er durch Jod und Überführung in Zucker nachwies. Tatsächlich kann man z. B. durch Auskochen von Polysiphonia nigrescens mit destilliertem Wasser eine Lösung erhalten, die sich tief violett färbt.

BRUNS hat nun schon darauf hingewiesen, daß die Reaktionen der Florideenstärke erhebliche Ähnlichkeit haben mit denjenigen der sog. roten Stärkekörner höherer Pflanzen, d. h. solchen, die sich mit Jod rot färben. Noch mehr Anklänge sind vorhanden an die Reaktionen, welche ARTHUR MEYER in seinem Stärkebuch für die Skelette von α-Amylose angibt. Diese färben sich nach dem Eintrocknen mit Jod-Jodkalium blau. MEYER führt die Reaktion zurück auf Quellung von β-Amylose, die in den Poren des α-Amyloseskelettes zurückgeblieben war.

Hier ähnliches anzunehmen, liegt nahe, und wir kämen zu dem Schluß, daß die Florideenstärke aus verschiedenen Amylosen oder verwandten Körpern bestehe, die in wechselnder Menge bei den einzelnen Spezies auftreten und damit auch eine verschiedenartige Jodfärbung in jedem Falle bedingen. Das muß freilich erst bewiesen werden.

Die Struktur der Körner weicht allerdings von derjenigen der üblichen Stärkekörner zweifellos ab. Hansen sah bei Gracilaria dura abgestumpft kegelförmige Gestalten mit eingestülpter Basis. Bruns findet die Gebilde bei anderen Arten etwas flacher und gleiches beobachtete ich bei dem für unsere Zwecke sehr geeigneten Ceramium tenuissimum, wo die Körper sehr flach scheibenförmig sind. Rosanoff's Angaben lassen auch noch andere Formen vermuten. Durch Anwendung von Quellungsmitteln fand Bruns einen zentralen Kern, dessen Bau von demjenigen der Peripherie abweicht. Das trifft zu, aber bei geeigneter Behandlung (24stündiger Einwirkung von Jod-Jodkalium oder Austrocknenlassen mit diesem Mittel) finde ich einen zentralen, ziemlich dunkel gefärbten Körper, umgeben von einem etwas helleren Hof, dann aber folgt ein außerordentlich regelmäßiger Kranz von runden Körnchen, welche wie Perlen das Ganze umrahmen. Diese »Perlen« sind bald größer, bald kleiner; an den größeren Scheiben sah ich zwei Reihen. Bei schwacher Quellung bewirken die »Perlen« eine zierliche Kerbung des Randes. Stärkere Quellung ruft Krümmung, ja Einrollung des Ganzen hervor. Bisweilen nach energischer Einwirkung von Reagenzien sah es aus, als ob ein plattenförmiger Körper umgerollt zurückbleibe, während das übrige stark aufquoll. Auffallend ist, daß die Perlen heller sind als die Masse, in welcher sie eingebettet liegen.

Ist damit auch noch keine volle Klarheit gewonnen, so scheinen mir doch die Befunde darauf hinzudeuten, daß Körperchen vorliegen, welche, selbst von anderer Substanz, erst die Kohlehydrate in sich bergen. Ist das der Fall, so wird man an pyrenoidähnliche Gebilde denken, die allerdings ohne Zusammenhang mit den Chromatophoren wachsen können. Bezüglich des letzteren ist für die älteren Körner kein Zweifel, liegen sie doch häufig recht zahlreich in einer Ecke der Zellen aufgehäuft.

Eine andere Frage aber wäre, ob dem von Jugend auf so sei. Sie aufzuwerfen, scheint mir nicht ganz müßig. Schmitz kommt zwar dazu, diese Frage zu verneinen, aber er gibt doch an, daß bei Helminthocladia (Fig. 511, S. 104 die Stärkekörner an der Oberfläche des Chromatophor-Mittelstückes, in der Nähe des Kernes, gebildet würden, und wenn ich die jungen Internodialzellen von Ceramium tenuissimum betrachte, so finde ich, daß die bandförmigen Chromatophoren nicht immer, aber doch häufig auf ihrer Innenseite in ziemlich gleichmäßigen Abständen »Stärkekörner« tragen. Soweit ich sehe, sind sie mit der konkaven Seite dem Chromatophor zugekehrt.

Das entspricht einer Beobachtung von Henckel an Cystoclonium. Hier sind die Chromatophoren fast kugelig, die Stärke aber bedeckt diese Kugeln partiell, schalenartig. Später isolieren sich die Schalen. Darbishire (S. 107) schildert Leukoplasten, welche sich an Stelle der Rhodoplasten im Zentralkörper von Phyllophora bilden. Diese lassen Stärkekörner hervorgehen, welche Scheiben mit zwei bis drei konzentrischen Ringen darstellen, offenbar die Gebilde, von welchen wir schon oben sprachen.

Natürlich ist damit noch keine volle Einsicht gewonnen, aber die Befunde mahnen doch zu erneuter Untersuchung, die auch Schimper's An-

gaben zu berücksichtigen hätte, wonach sich bei Nitophyllum, Callithamnion usw. Schalen von Florideenstärke um den resp. die Zellkerne ausbilden.

Daß nun die Florideenstärke tatsächlich ein Assimilationsprodukt resp. ein Reservestoff ist, hat Kolkwitz wohl einwandfrei gezeigt.

Das Laub der Delesseria sanguinea 1, 591) wird in der ungünstigen Jahreszeit zerstört, nur die Mittelrippen bleiben übrig Ausführliches später.. In diesen wird nach Kolkwitz die Stärke gespeichert, um nachher gelöst zu werden und in die austreibenden Sprosse einzuwandern. Ebenso häuft sich die Stärke an der Basis der Cystokarpien und geht später in die Karposporen. Auch bei Polysiphonien bleiben im Sommer nur die älteren, derberen Sproßteile übrig, die jüngeren sterben ab. Die ersteren aber sind mit Stärke vollgepfropft und auf Kosten dieser treiben im Winter oder Frühjahr neue Sprosse aus.

Einjährige Florideen zeigen zwar zahlreiche kleine Stärkekörner, aber natürlich keine Speicherung derselben.

Verdunkelungs- resp. Belichtungsversuche zeigten endlich die Abhängigkeit der Stärkebildung auch bei den Florideen vom Licht. Damit dürfte einige Klarheit geschaffen sein.

In gewissen, immer oder zeitweilig, stärkefreien Florideen hält Hansen andere Zellbestandteile für die Produkte der Assimilation. Es sind das jene Körper, die Kny und Berthold für das Irisieren vieler Formen verantwortlich machen (s. das Kap. über Lichtwirkung). Hansen bestreitet das nicht, er hält die Fluoreszenz aber für eine ganz sekundäre Erscheinung. Die Körper liegen bei Chondriopsis in Form von gelblichen Ballen (zwei bis drei größere oder mehrere kleinere) in der Mitte der Zelle. Die Ballen fließen zusammen aus Tröpfchen, welche aus den Chromatophoren hervortreten.

Bei Laurencia obtusa findet Hansen kirschenförmige, gestielte Körper, die er als Vakuolen auffaßt. In denselben befindet sich eine Masse, die in Alkohol von 50—90 % löslich ist und sich mit Osmiumsäure nur bräunt, aber nicht schwarz wird. Was es mit diesen Dingen, die nach Hansen verbreitet sind, auf sich habe, müssen weitere Untersuchungen lehren. Über das Schicksal der Körperchen ist nichts bekannt.

Phaeophyceenassimilate.

Bei den Phaeophyceen ist die Frage nach den Assimilaten noch weniger gut geklärt als bei den Rhodophyceen. Wir hatten auf S. 129 von Cratoschen Physoden gesprochen, d. h. von Bläschen, welche in den Plasmalamellen resp. Plasmasträngen liegen und in diesen mehr oder weniger lebhaft gleiten. Solche Gebilde sind von Berthold schon früh in den Paraphysen von Asperococcus usw., später von Schmitz, Hansen, Bruns, Crato, Kuckuck, Swingle, Hansteen und Hunger bei Sphacelarien, Dictyotaceen, Fucaceen usw. gefunden worden. Dieselben sind in derselben Pflanze oft sehr verschieden groß, z. B. finden wir bei Dictyota in der Hautschicht recht kleine, in der Mittelschicht ziemlich große Bläschen. Letztere fallen besonders durch ihren eigenartigen Glanz auf und veranlassen vielleicht das Fluoreszieren dieser Alge. Solche größeren Blasen entstehen wohl meistens aus Verschmelzung mehrerer kleinerer. Das konnte Hansteen besonders bei Fucaceen verfolgen.

Überhaupt macht dieser Autor Angaben über die Entstehung der »Physoden«. Nach ihm bilden sich in den Chromatophoren substanzerfüllte Bläschen, diese aber treten langsam über die Oberfläche derselben hervor, werden von ihnen ausgestoßen und endlich vollends losgelöst. Sie gelangen so in die Fäden und Lamellen des Cytoplasmas und gleiten in diesen fort. Hansteen meint, daß auch die »Pyrenoide«, von welchen wir

auf S. 111 sprachen, so entstehen, das scheint mir aber noch nicht so sicher erwiesen zu sein. Am wahrscheinlichsten ist vorläufig eine gelegentliche Verwechselung der beiden, ganz verschiedenartigen Dinge durch verschiedene Beobachter. Die „gestielten Pyrenoide", welche bisweilen auftauchen, mögen schon zu der letzten Kategorie gehören.

Über den Blaseninhalt ist viel diskutiert worden. Ich versuche unter Hinweis auf die obengenannten Forscher das herauszuschälen, was heute festzustehen scheint: Man erhält eine Schwärzung derselben mit Osmiumsäure, deshalb hat man auf Fett geschlossen, allein der Schluß dürfte nicht zwingend sein. Denn nach Hunger bleibt die Reaktion mit Osmiumsäure nicht aus, wenn man vorher mit Benzol, Chloroform, Schwefelkohlenstoff behandelt, in denen doch Fette löslich zu sein pflegen.

Soviel ich weiß, wurde dann durch Crato zuerst gezeigt, daß sich der Physodeninhalt mit der von Waage empfohlenen Vanillinsalzsäure intensiv rot färbt wie es das Phloroglucin tut. Man braucht aber deshalb nicht auf die Anwesenheit dieses Körpers zu schließen, denn Herm. Möller behauptet, daß auch Gerbstoffe diese Reaktion geben. Die Anwesenheit solcher hatte schon Berthold angegeben; dafür spricht die Reaktion mit Kaliumbichromat, wie die Speicherung, welche Farbstoffe auch in den Bläschen der Phaeophyceen erfahren (S. 129). L. Koch freilich leugnet für Fucus die Anwesenheit der Gerbsäure. Nach ihm enthalten die Bläschen eine kolloidale Substanz, aufgebaut aus einem Polysaccharid, welches mit einer Stickstoffgruppe verkettet erscheint. Letztere soll die fragliche Reaktion geben.

Damit harmonieren wenigstens zum Teil Hunger's Angaben über Dictyota. Dieser Autor findet in den Außenzellen der Alge ein Kohlehydrat, in der inneren Schicht des Thallus einen glykosidartigen Körper. Er weist auch nach, daß diese Substanzen bei Verdunkelung schwinden, und zwar zuerst aus der Hautschicht, dann aus den Bläschen der Mittelzellen.

Nach Hunger bleibt die Rotfärbung mit Vanillin zu gewissen Zeiten des Jahres aus, während die Kohlehydrate usw. immer gegeben sind. Danach ist es möglich, daß dem vermeintlichen Phloroglucin nur eine sekundäre Rolle zufällt, und die Wahrscheinlichkeit wächst, daß Kohlehydrate die Assimilationsprodukte der braunen Algen sind, und daß tatsächlich Hansteen ein solches in Gestalt seines Fucosans in Händen hatte. Hansteen's Angaben sind freilich viel bestritten worden, sie verlangen natürlich auch heute noch wiederholte Prüfung.

Paramylon.

In den Zellen der Euglenen und verwandter Flagellaten ist Stärke niemals nachzuweisen, ihre Stelle aber wird unverkennbar vertreten durch bestimmt geformte Körper, welche bereits die älteren Bearbeiter dieser Gruppe bemerkten: Gottlieb nannte dieselben Paramylon, weil sie eine der Stärke ähnliche Zusammensetzung hat, G. W. Focke beschrieb sie schon, Klebs und Schmitz widmeten ihnen besonders ihre Aufmerksamkeit.

Das Paramylon färbt sich weder durch reine Jodlösung, noch durch Chlorzinkjod, verhält sich indifferent gegen Wasser, Alkohol, Äther, sowie gegen organische Säuren; Salzsäure, Salpeter- und Chromsäure greifen Paramylon schwer an; dagegen wird es durch konz. Schwefelsäure und durch Kalilauge gelöst, sobald die Konzentration der letzteren 6% überschreitet. Der Auflösung geht bei schwacher Einwirkung der genannten Reagenzien eine Quellung voraus, bei starker Wirkung fallen Auflösung und Quellung zusammen.

Die Paramylonkörner erscheinen bei Euglena viridis und einigen verwandten Formen als rundlich-scheibenförmige Gebilde, welche dem zentralen Teile des sternförmigen Chromatophors oft in großen Massen aufsitzen, also dort, wo im Zentrum des Ganzen das Pyrenoid liegt (Fig. 520, 2). Auf diese Weise resultieren Gestalten, welche den Stärkeherden anderer Algen ähnlich sehen und demgemäß als Pseudo-Paramylon-Heerde bezeichnet wurden. Doch dürfte die gekennzeichnete Ähnlichkeit nur äußerlich sein. Paramylonkörner sitzen aber auch an den bandförmigen Fortsätzen des Chlorophyllsternes in verschiedenen Abständen von einander (Fig. 520, 2). Überall aber können sich dieselben loslösen und ganz in das Plasma der Zelle gelangen, von welchem sie dann häufig durch Strömungen an die verschiedensten Stellen geführt werden.

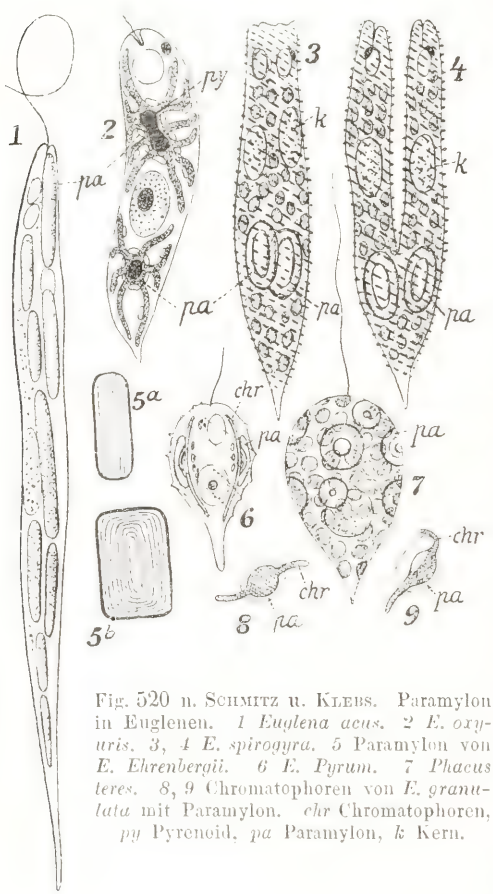


Fig. 520 n. Schmitz u. Klebs. Paramylon in Euglenen. *1 Euglena acus. 2 E. oxyuris. 3, 4 E. spirogyra. 5* Paramylon von *E. Ehrenbergii. 6 E. Pyrum. 7 Phacus teres. 8, 9* Chromatophoren von *E. granulata* mit Paramylon. *chr* Chromatophoren, *py* Pyrenoid, *pa* Paramylon, *k* Kern.

Euglena granulata führt annähernd scheibenförmige Chromatophoren, welche gelappt sind. Die Lappen tragen, wie bei Euglena viridis, kleine Paramylonkörner, welche ebenfalls leicht ins Plasma gelangen. In der Mitte des Chloroplasten springt ein Pyrenoid nach beiden Seiten vor, an jener Stelle sitzt nun beiderseits ein Paramylonkörper von Uhrglasform, welcher die vorspringenden Teile des Pyrenoids resp. des Chromatophors fast ganz überdeckt. Die »Uhrgläser« sind anfangs ganz dünn, verdicken sich aber später, wobei die Ränder bevorzugt werden (Fig. 520, *8*, *9*). Auch bei Euglena Pyrum kommen solche uhrglasähnlichen Paramylonkörper vor, doch liegen sie nur, wie Fig. 520, *6* ergibt, auf der nach außen gekehrten Seite der Chromatophoren, nach innen zu treten kleinere Paramylonkörner auf, wie auch an anderen Teilen des Farbstoffträgers.

Bei Euglena mutabilis, olivacea u. a. sind nur die kleinen Körner gegeben, welche bei den vorher genannten Formen an den Strahlen der Chloroplasten hängen, hier kommen sie besonders reichlich in das Plasma der Zelle.

Die soeben geschilderten Euglenen besitzen meist in relativ großen Chloroplasten Pyrenoide, andere Arten führen solche Organe in ihren kleinen scheibenförmigen Chlorophyllkörpern nicht, und damit ist auch das Verhalten des Paramylons ein etwas anderes. Wir finden zunächst bei Phacus-Arten die Scheibenform der Paramylonkörner vorherrschend, und diese Scheiben sind häufig in der Mitte durchlöchert, so daß bald breitere, bald schmälere Ringe zustande kommen. Die Scheiben oder Ringe treten in sehr verschiedener Form auf; bald klein und

dann zahlreich, bald groß und dann in geringer Anzahl. Übergänge sind nicht häufig, trotzdem sind beiderlei Gebilde wohl als analog zu betrachten.

Phacus teres (Fig. 520, 7) beherbergt eine mäßige Anzahl von großen Ringscheiben in der Plasmaschicht, welche der Zellwand anliegt, dann erst folgt nach innen eine Chlorophyllschicht, bestehend aus vielen kleinen Platten, und wieder weiter einwärts lagern zahlreiche kleine Paramylonscheibchen, dem Chlorophyllapparat vielfach dicht angeschmiegt.

Phacus ovum zeigt nur zwei große Ringe, welche an ganz bestimmte Stellen des Zellleibes gebunden sind und von diesen nicht entfernt werden. Ähnlich verhält sich Euglena Spirogyra (Fig. 520, *4*). An erwachsenen Exemplaren finden sich zwei große Scheiben im Hinterende, bei der Teilung erhält jede Tochter eine derselben zugeteilt und bildet eine zweite neu. Die letztere dürfte aus einer von den vielen kleinen Scheiben heranwachsen.

Weitere Beispiele möge man bei Schmitz nachsehen, es geht aus allem hervor, daß für jede Spezies die Lagerung der Paramylonkörner charakteristisch ist.

Schon bei den Phacusarten usw. können die Ringe zu kurzen Zylindern verdickt werden, deren zentrale Öffnung sehr stark reduziert ist.

Nun gibt es aber eine weitere Gruppe, Euglena tripteris usw., welche statt der Ringe lange Stäbchen (Fig. 520, *1*) führen. Auch diese Stäbe liegen zwischen Zellwand und Chlorophyllschicht und sind meistens ebenfalls in geringer Zahl gegeben. Schmitz führt sie zurück auf Ringe. Er glaubt, daß sie einem Ringe entsprechen, der soweit gestreckt zu denken ist, daß nur ein schmaler Spalt übrig bleibt. Wenn auf solchen langgedehnten Ring beiderseits Substanz aufgelagert wird, tritt die Stabform deutlicher hervor. Mancherlei Beobachtungen sprechen für die Richtigkeit dieser Auffassung.

In den verschiedenen Formen der Paramylonkörper, welche wir schilderten, konnte Schmitz eine feinere Struktur nicht wahrnehmen, nur wies er darauf hin, daß der zentrale Teil weniger dicht und damit weitaus leichter quellungsfähig ist, als der periphere. Daraus folgt dann, daß speziell bei den dünn plattenförmigen Körpern dieser Art partielle Quellung leicht zu Verkrümmungen, schüsselförmigen Gestalten usw. führt.

Klebs aber konnte noch eine feinere Struktur nachweisen; er fand bei Betrachtung von der Fläche her konzentrische Schichten wie bei Stärkekörnern (Fig. 520, *5b*), und des weiteren konnte er konstatieren, daß die Körperchen aus einer größeren Zahl über einander gelagerter Plättchen zusammengesetzt sind, was sich in einer Längsstreifung zu erkennen gibt, welche Profilansichten zeigen (Fig. 520, *5a*). Die Schichtung wird durch Druck deutlicher, auch radiale Risse können so entstehen.

Läßt man quellen, so erweichen die zentralen Massen zuerst, die Schichtung tritt deutlicher hervor in dem Maße, als die Quellung vorschreitet.

Das Paramylon entsteht wie die Stärke in Abhängigkeit von dem Assimilationsprozeß, wenn sich auch die Zusammenhänge nicht mit der gleichen Exaktheit wie bei der Stärke nachweisen lassen. Jedenfalls aber können die kleineren Körperchen bei längerer Verdunkelung gelöst, bei Belichtung neugebildet werden; die größeren Ringe sah Klebs niemals ganz verschwinden, wohl aber verfolgte er, wie die zentralen weicheren Teile bald gelöst, bald neu gebildet wurden. Offenbar kann gelegentlich die ganze mittlere Öffnung ausgefüllt werden. Was nun den Ort der Entstehung der Paramylonkörper betrifft, so hat Schmitz aus den Vorkommnissen bei Euglena viridis, aus der eigenartigen Schalenbildung bei E. granulata geschlossen, daß die Paramylonmassen in direkter Abhängigkeit von den Chlorophyllkörpern entstehen, daß sie sich erst später von diesen loslösen und dann im Plasma nicht mehr wachsen können, sondern nur aufgestapelt

werden. Allein der Schluß erscheint schon nicht zwingend, wenn man die zuletzt besprochenen Fälle berücksichtigt; den großen Scheiben resp. Stäben sind Chlorophyllplättchen in größerer Zahl gelegentlich in eigenartiger Anordnung an- resp. aufgelagert, aber es ist, für mich wenigstens, schwer vorstellbar, wie eine Anzahl getrennter Chloroplasten einen einheitlichen, bestimmt geformten Körper bilden könnten.

Gerade durch diese Befunde wird der Gedanke nahe gelegt, daß die Paramylonkörner im Plasma der Zelle formiert werden; liegen sie den Chloroplasten auf oder ihnen nahe, so kann das in dem Umstande begründet sein, daß die Materialien für das Paramylon im Chlorophyll ihren Ursprung nehmen und dann sogleich bei ihrem Austritt aus den Farbstoffträgern zu festen Körpern formiert werden. Daß das Zellplasma ohne Farbstoffträger Paramylon bilden könne, wenn nur das Material dafür auf irgend eine Weise gegeben ist, folgt aus den Angaben von Klebs, nach welchen auch farblose Euglenen Paramylon bilden, obwohl bei ihnen bislang keine Spur von Leukoplasten oder etwas ähnlichem wahrgenommen wurde.

Schmitz wurde zu der Auffassung, die ich vorläufig nicht teilen kann, bis weitere exaktere Beweise vorliegen, offenbar geführt durch einen zu weit gehenden Vergleich mit der Stärke, und doch gibt er selbst an, was auch Klebs fand, daß die Paramylonkörper immer nur dem Chlorophyllkörper aufsitzen, niemals von Chromatophorensubstanz umschlossen werden. Also auch daraus ergibt sich keine direkte Abhängigkeit beider Körper von einander.

Schmitz sprach dann weiterhin den Gedanken aus, daß auch die Florideenstärke und die mutmaßlichen Pyrenoide von Ectocarpeen ein analoges Schicksal haben möchten, d. h. auch an den Chromatophoren entstehen, um später losgelöst im Plasma umherzutreiben. So sehr mir diese Auffassung auf Grund dessen zusagen würde, was auf S. 149 gesagt wurde, muß ich doch betonen, daß ein Beweis nicht vorliegt.

Stickstoffhaltige Reservestoffe.

In den Algen wird Eiweiß zweifellos in sehr vielen Fällen (wie bei höheren Pflanzen auch) in »amorpher« Form gespeichert, daneben aber tritt es nicht selten in Gestalt von Kristalloiden auf. Solche beschrieb zuerst Klein ausführlicher für Florideen auf der einen, für Siphonocladiales und Siphonales auf der anderen Seite. Schmitz erwähnte sie für die beiden letztgenannten Gruppen, ebenso Berthold, Wakker, Ernst u. a. Nach Berthold (Mscr.) häufen sie sich in den Schläuchen von Codium besonders vor Beginn der Gametenbildung an, und ebenso berichtet Klein für Acetabularia u. a., daß die fraglichen Körper sich in jungen Schirmen finden, während sie später bei der Cystenbildung verbraucht werden.

Die Kristalloide dürften meistens dem regulären System angehören oder doch in Formen auftreten, die äußerlich nicht wesentlich von jenen abweichen.

Die Gebilde liegen nach Angabe der meisten — nicht aller — Autoren in der Vakuolenflüssigkeit, sie sind in der lebenden Zelle nicht immer leicht sichtbar, weil sie vom Plasma verdeckt werden, dagegen treten sie alsbald in die Erscheinung, wenn der Zellsaft aus verletzten Zellen austritt.

Unter solchen Umständen kommen auch noch andere feste Eiweißkörper zum Vorschein. Es handelt sich (besonders bei Derbesia und Bryopsis) um faser- resp. spindelförmige Gebilde auf der einen, um Kugeln auf der an-

deren Seite. Die Fasern sind nach Noll, der sie wohl zuerst beschrieb, Kristallnadeln, welche mehr oder weniger gequollen sind, die Kugeln erkannten Küster u. a. als Sphärokristalle. Beide Körper geben die üblichen Eiweißreaktionen. Sie liegen ebenfalls im Zellsaft der intakten Zelle (Noll) und werden nicht erst bei Verwundungen gebildet, wie Küster angab. Dagegen können sie allerdings nach Noll an Wunden hingeführt werden und hier als Baumaterial beim Verschluß Verwendung finden. Sie sind ganz allgemein Reservestoffe.

Sphärokristalle und Kristalloide werden nach Ernst selten in derselben Pflanze beisammen gefunden.

Volutin nennt Arthur Meyer einen Körper, welcher sich mit Jod nur gelblich, mit Methylenblau und Schwefelsäure (1%ig) schön blau färbt. Eiweißreaktionen geben die fraglichen Massen nicht. Meyer glaubt es mit Verbindungen der Nukleinsäure zu tun zu haben, doch ist das wohl noch unsicher.

Besonders bei den Diatomeen bildet das Volutin doppelbrechende, farblose Körnchen, welche dem Plasma, mit Vorliebe in der Nähe des Kernes, eingelagert werden. Es sind das jene Gebilde, welche sich mit Hämatoxylin rotviolett färben. Sie wurden zuerst von Bütschli bei Bakterien gefunden, dann aber auch bei den Diatomeen u. a. erkannt. Lauterborn, Karsten, Mereschikowski u. a. haben sie auch mehrfach behandelt.

Auch bei Desmidiaceen und Zygnemaceen, bei Sphaerella, Tetraspora, Coleochaete, Batrachospermum und Ectocarpus fand A. Meyer das Volutin mehr oder weniger reichlich. Danach wird es auch bei den Verwandten dieser Algen kaum fehlen, ist es doch auch in verschiedenen Pilzgruppen reichlich gegeben.

Das Volutin ist mit ziemlicher Sicherheit als ein Reservestoff anzusprechen.

6. Organische Nahrung.

Farbige Pflanzen, höhere wie niedere, können ohne Schaden zu nehmen auf die Verarbeitung von CO_2 im Licht verzichten unter der Voraussetzung, daß ihnen geeignete organische Verbindungen geboten werden. Sie verwenden solche als Baustoffe wie auch als Reservesubstanzen. Das sind bekannte Dinge, über welche Pfeffer, Jost u. a. Auskunft geben.

N-freie Stoffe.

Daß den Algen in dieser Beziehung spezifische Befähigungen eigen wären, kann man eigentlich nicht behaupten, da aber ihr Bau einfacher, die Beobachtung leichter ist, so sind gerade mit ihnen mancherlei Versuche angestellt worden, die wir wenigstens in Kürze erwähnen wollen. Versuchsobjekte waren besonders Spirogyra, dann Hydrodictyon, Oedogonium, Cladophora, Vaucheria. Sie bakterienfrei zu machen, gelang nicht, wurde auch nicht immer erstrebt. Die gewonnenen Resultate und noch zu erwähnenden Experimente müssen deshalb nicht ganz wertlos sein; immerhin absolut sichere Resultate geben nur Kulturen, welche nicht bloß eine Algenspezies enthalten, sondern auch völlig frei von Bakterien sind; sie sind besonders unentbehrlich, wenn es sich um die Wirkungen organischer N-Verbindungen handelt. Solche Reinkulturen aber hat zuerst Beijerinck hergestellt. Chlorella, Chlorosphaera, Scenedesmus u. a. wurden von ihm nach allen

Regeln der Pilzzüchtung isoliert; später folgte dann Krüger mit Chlorotheca u. a., Matruchot und Molliard mit Stichococcus, Artari mit verschiedenen grünen Formen, speziell auch mit Flechtenalgen, Charpentier mit Cystococcus, Grintzesco mit Scenedesmus, mit Chlorella usw.

Aus allen Versuchen der genannten Autoren geht hervor, daß Zucker und ähnliche Substanzen einen vollständigen oder mindestens partiellen Ersatz der Photosynthese gewährleisten können; die Algen, besonders die kleinen, einzelligen, wachsen in ihnen auch im Dunkeln. Nach Matruchot und Molliard genügt dazu bei Stichococcus schon 0,03% Traubenzucker, während 6 % etwas zu reichlich ist. Ähnlich gibt Artari an, daß dieselbe Form in 1—2 % Glukose besonders gut gedeihe, daß über 5 % das Wachstum schwächer werde, aber doch erst bei 25 % erlösche. Analoges teilt er für andere Algen mit, wie er überhaupt die Frage nach der Konzentration der Lösungen eingehender studiert hat.

Für Stichococcus ist nach Matruchot-Molliard die Glukose das beste Nährmittel; sukzessive weniger günstig sind d-Fructose, Dextrin, Gummi, Glyzerin, Mannit, Saccharose, Inulin, Stärke. Letztere hat als solche einen äußerst geringen Nährwert. Krüger findet für Chlorella protothecoides folgende Skala: Traubenzucker, Galaktose, Glyzerin, Maltose, Dextrin, Milchzucker; Rohrzucker, Inulin und Mannit sind wertlos. Chlorothecium saccharophilum dagegen lebt gerade von Mannit sehr gut, verschmäht hingegen das Glyzerin. Aus solchen Befunden, die aus den erwähnten Schriften beliebig ergänzt werden könnten, ergibt sich, daß fast jede Alge eine spezifische Lebensweise führt, auf verschiedene Stoffe abgestimmt ist; dasselbe ist ja auch von nicht wenigen Pilzen bekannt.

Als Nahrung wird, das darf wohl nochmals erwähnt werden, keineswegs immer ein Kohlehydrat verlangt, solche können besonders durch mehrwertige Alkohole vertreten werden, ich erinnere an das, was eben über das Glyzerin gesagt wurde, und weise darauf hin, daß bereits Klebs die Ausnutzung desselben durch verschiedene Algen betonte. Nach Beijerinck kann auch Pepton die Photosynthese ersetzen, doch wird das von anderen Autoren (für andere Algen freilich) bestritten.

Alle diese Substanzen werden meistens genommen, gleichgültig, ob man die Algen belichtet oder verdunkelt; im ersten Falle findet nach dem üblichen Ausdruck die sogenannte mixotrophe Ernährung statt, im zweiten die heterotrophe. Indem bei Lichtzutritt die Photosynthese neben der organischen Ernährung in ihre Rechte tritt, werden meistens besonders gute Kulturresultate erzielt, und leicht verständliche Regel ist, daß im Dunkeln alle fraglichen Organismen zwar eine gute Ernte geben, aber doch hinter den Lichtkulturen zurückstehen.

Natürlich muß das Leben in organischen Lösungen innerhalb der Zelle nicht genau dieselben Produkte liefern wie die Photosynthese. Klebs gibt z. B. an, daß Hydrodictyon im Licht bei normaler Ernährung Pyrenoidstärke liefert, in Zuckerlösungen aber Stromastärke.

Im Licht allein finden sodann noch manche andere organische Verbindungen ihre Verwendung in der Algenzelle. Zwecks Stützung der Baeyer'schen Theorie, nach welcher Formaldehyd die Synthese der Kohlehydrate vermittelt, haben Bokorny, Loew u. a. mancherlei Versuche mit diesem Körper selber oder mit Verbindungen angestellt, welche leicht Formaldehyd abspalten. Als Versuchsobjekte dienten meistens Spirogyren.

Bei Zutritt des Lichtes bildeten diese Algen nach Bokorny Stärke aus formaldehydschwefligsaurem Natrium, aus Methylal und aus Methylalkohol. Mit letzterem erhielt sein Schüler Hartleb wenig befriedigende Resultate.

zeigte aber, daß Weinsäure, Apfelsäure, Zitronensäure usw., an Basen gebunden von den Spirogyren im Licht verarbeitet werden. Ähnliches wies Zumstein für Euglena nach, und Bouilhac zeigte wieder, daß sich Nostoc und Anabaena mit Formaldehyd ernähren lassen, wenn man die Substanz den Kulturen stufenweise in minimalen Mengen zuführt. Ebenso wird Methylal nach demselben Autor von Cyanophyceen genommen.

Über manche andere Substanzen gibt Bokorny Auskunft.

N-haltige Stoffe.

Wie die Kohlensäure durch Kohlehydrate und vieles andere, so können auch die Ammonverbindungen und die Nitrate durch organische Stickstoffverbindungen ersetzt werden. So zeigten Loew und Bokorny, daß sich Vaucheria und Spirogyra mit einigem Erfolg in 0,1%iger Asparaginsäure kultivieren lassen, sie sahen ferner, daß Urethan die Algen wohl ernährt, Harnstoff und Guanidin aber nicht mehr, weil die Alkalität durch Eintritt stickstoffhaltiger Gruppen zunimmt. Eintritt von Säuregruppen in das Molekül des Harnstoffes oder des Guanidins macht die betreffenden Verbindungen wieder nährtüchtig. Spirogyra wächst nach Bokorny in Glykokoll (0,1%ig), und dasselbe tun nach Karsten viele Diatomeen. Nach dem erstgenannten Autor (vgl. auch Pennington nimmt Spirogyra ferner Urethan, Trimethylamin (0,1%ig) und ev. noch Äthylamin. »Protococcus vulgaris« dagegen vermag nach Lutz nicht bloß diese, sondern alle Amine bis hinauf zum Benzylamin zu verzehren; höher hinauf aber kommt auch er nicht.

An solche Versuche reihen sich andere mit Asparagin. Dasselbe wird von Euglenen (Zumstein), Diatomeen (Karsten), Protococcus caldariorum (Pampaloni), Chlorella (Beijerinck), sowie von Algen aus der Parmelia parietina (Artari) usw. genommen, von Cystococcus aber nach Kossowitsch verschmäht. Auch einige andere der vorerwähnten Algen zeigen mit Asparagin keineswegs ein üppiges Wachstum, sie verarbeiten auch Nitrate und Ammonium durchaus nicht in den Mengen, die man nach der gesamten Lage der Dinge wohl erwarten möchte. Statt dessen stürzen sie sich förmlich auf Peptone, wenn ihnen solche geboten werden, und deshalb hat Beijerinck sie geradezu als Peptonalgen bezeichnet. Zu ihnen zählt er Chlorosphaera limicola, Scenedesmus acutus, sowie viele von denjenigen Algen, die in den Bestand der Flechten eingehen.

Bezüglich einiger von diesen Algen, speziell bezüglich des Scenedesmus acutus, haben Senn und Chodat widersprochen; sie geben an, daß derselbe zwar in unsauberen Wässern sehr wohl gedeihe und sich auch von den organischen Verbindungen derselben nähre, daß er aber auf solche durchaus nicht angewiesen sei.

Diese Widersprüche lösen sich wohl, wenn man Artari's Arbeit berücksichtigt. Nach ihm gibt es verschiedene Rassen des Scenedesmus und der Flechten-»Gonidien«; die eine Rasse ist tatsächlich auf Peptone angewiesen, die andere nicht. Es lassen sich aber die differenten Formen durch längere Kultur in einander überführen, und es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß der eine Autor die eine, der andere die andere Form vor sich hatte, resp. daß er nicht lange genug mit denselben experimentierte.

Übrigens erwähnt auch Beijerinck für Pleurococcus, Karsten für Diatomeen, daß sich diese Formen nicht sofort an organische Lösungen gewöhnen oder umgekehrt sich nicht beim ersten Versuche von ihnen entwöhnen lassen.

Veränderungen.

Mit der Kultur und dem Leben von Algen auf den verschiedensten Substraten verknüpft sich nun häufig eine Veränderung in den Chromatophoren. Die Sache ist indes noch etwas bunt; nicht alle Algen verhalten

sich gleich, dazu sind sie recht verschieden gut untersucht. So versuchen wir nur das Wichtigste herauszuschälen und erhoffen weiteres von der Zukunft.

Schimper hat betont, daß die Chlorophyllbildung bei den Algen im allgemeinen vom Licht unabhängig ist, und alle auf S. 156 genannten Autoren bestätigen das vollauf.

Hat somit Belichtung oder Verdunkelung nicht den Einfluß auf die Färbung, den wir bei höheren Pflanzen gewöhnt sind, so finden wir eine bemerkenswerte Abhängigkeit von der disponiblen Nahrung. In der Hauptsache ist festzuhalten, daß organische Nährlösungen die Färbung der Chromatophoren vermindern oder ganz beseitigen, während anorganische sie hervorrufen oder verstärken. Das hängt offenbar zusammen mit der Notwendigkeit der Photosynthese im einen, mit der Entbehrlichkeit derselben im anderen Falle.

Berichten wir einige Einzelheiten, so fand Zumstein (nachdem schon Khawkine entsprechende Angaben gemacht) bei Euglena gracilis Ergrünen in Knop'scher Lösung, Farblosigkeit in reicher organischer Substanz. Die anorganischen Euglenen blieben auch im Dunkeln gut gefärbt, assimilierten und wuchsen natürlich nicht. Karsten sah an Nitschia- und Navicula-Arten ebenfalls ein Verblassen oder völliges Farbloswerden in Glykokoll mit Traubenzucker, eine normale Gelbfärbung in anorganischen Salzen. Auch im Freien konnten Koorders, wie auch Karsten, verfolgen, daß Diatomeen, welche an fäulnisreichen Orten leben, ganz bedeutend verblassen. Krüger berichtet Entsprechendes von der in Baumflüssen vorkommenden Chlorella protothecoides, und Matruchot und Molliard, wie auch Artari fanden den Stichococcus wiederum verblaßt oder farblos bei Fütterung mit gewissen organischen Verbindungen usw. (Vgl. auch Beijerinck, Radais u. a.)

Die Frage ist nun, welche Substanzen wirken hemmend oder fördernd auf die Färbung. Darüber liegt folgendes vor. Peptone und zahlreiche kompliziertere N-Verbindungen gestatten nach Artari, Zumstein u. a. das Ergrünen, ebenso Ammoniumsalze, dagegen pflegen Nitrate dasselbe im Dunkeln zu hemmen, ebenso Leucin.

Viele Kohlehydrate, auch Mannit usw., ermöglichen nach Artari Chlorophyllbildung, doch bleiben in solchem Fall Algen (Stichococcus im Dunkeln oft relativ blaß. Erythrit und Dulcit hemmen die Chlorophyllbildung in der Dunkelheit.

Scenedesmus caudatus bleibt nach Artari grün in 0,5%iger Glykose, wird farblos in 3—5%iger Zuckerlösung. Scenedesmus acutus entfärbt sich nach Beijerinck in 12%iger Maltose usw. Die Angabe von Matruchot und Molliard, daß Stichococcus durch Glykose (im Licht) farblos werde, bestreitet Artari. Schon daraus, wie auch aus manchem anderen, ergibt sich, daß gerade in dieser Richtung erneute Untersuchungen, natürlich mit absoluten Reinkulturen, einsetzen müssen, die allerdings mancherlei Erfolg versprechen.

Man sieht aber aus dem oben Gesagten, daß in den zum Versuche benutzten Lösungen, und erst recht im Freien, die verschiedenen disponiblen Substanzen bald gleichsinnig arbeiten, bald aber auch innerhalb gewisser Grenzen befähigt sind, antagonistisch tätig zu sein.

Die ganzen Prozesse, von welchen wir reden, erhalten aber noch ein etwas anderes Gesicht, wenn wir jetzt betonen, daß ihnen das Licht nicht ganz so gleichgültig zuschaut, als man nach unseren bisherigen Darlegungen annehmen möchte. Das ergibt sich zunächst daraus, daß in Licht

und Dunkel aus derselben organischen Verbindung nicht immer dasselbe entsteht; z. B. berichtet Charpentier, daß Cystococcus im Dunkeln Stärke entwickelt, in Luft und Licht aber an Stelle dieser lösliche Substanzen, die Fehling stark reduzieren.

Ebenso äußert sich eine gewisse Wirkung des Lichtes auf die Chlorophyllbildung. Matruchot und Molliard fanden zwar keinen sehr großen Unterschied zwischen den »organischen« Licht- und Dunkelkulturen des Stichococcus, allein Artari wies doch darauf hin, daß die N-Verbindungen, welche wir auf S. 157 erwähnten, zwar nicht im Dunkeln, wohl aber im Licht das Ergrünen bedingen können. Karsten zeigte dann, daß seine Diatomeen gerade im Licht rascher verblaßten als im Dunkeln. Das mag auf einer etwas langsameren Vermehrung der unter Lichtabschluß gehaltenen beruhen. Umgekehrt aber findet wieder Zumstein, daß Euglena gracilis im Lichte grün erscheint, bei Verdunkelung aber farblos wird. Man kann die Kulturen abwechselnd in Grün oder Weiß umschlagen lassen, Voraussetzung dafür ist aber, daß eine organische, nicht eine anorganische Nährlösung von mittlerer Nährtüchtigkeit vorliegt. Wir sahen schon auf S. 158, daß sehr nahrhafte Substrate den Euglenen auch im Licht Farblosigkeit gewährleisten.

Daß bei all diesen Versuchen noch mancherlei Nebenerscheinungen eintreten, kann nicht Wunder nehmen. Übt doch nicht bloß Belichtung oder Verdunkelung, sondern auch die Zugabe von allerlei Salzen usw. einen direkten Einfluß auf das Wachstum der Algen aus, der natürlich wieder auf verschiedene andere Prozesse zurückwirkt. Doch davon soll nicht die Rede sein, sondern nur noch erwähnt werden, daß auch die Gestalt der Chromatophoren häufig in Mitleidenschaft gezogen wird, wenn die Ernährung wechselt. Nach Matruchot und Molliard wird z. B. die bei Stichococcus normalerweise in Einzahl vorhandene Chlorophyllplatte durch Dextrinlösung in eine tief lappige Modifikation übergeführt; in Rohrzucker, Maltose, Inulin usw. zerfällt sie in mehrere Teile. Im Dunkeln ist eine Verkleinerung der Chromatophoren zu verzeichnen. Ähnliches wird für andere Algen berichtet, und das führt hinüber zu den verblassenden Formen. Handelt es sich um Euglenen, so schrumpfen die Chloroplasten zu relativ kleinen Leukoplasten zusammen Zumstein. Bei Nitschien findet 1, 116 ebenfalls eine Reduktion der Chromatophoren statt, doch behalten dieselben immer eine Spur von Färbung; bei anderen Diatomeen aber bleibt nach Karsten der Farbstoffträger in voller Größe erhalten, verliert freilich fast alle Farbe. Liegen aber auch kleine Verschiedenheiten vor, so muß doch betont werden, daß in keinem Fall ein wirkliches Verschwinden der Chromatophoren nachgewiesen werden konnte, und meistens ließ sich zeigen, daß die farblos gewordenen Körperchen unter geeigneten Bedingungen wieder ergrünen.

Solche labilen Formen bilden den Übergang zu den dauernd farblosen Diatomeen, die wir auf S. 116 erwähnten, und zu anderen Algen, welche wir in einem späteren Kapitel noch einmal zu behandeln haben werden.

Welche Nährsubstanzen ev. die parasitischen Algen aufnehmen, ist vorläufig unbekannt.

Feste Nahrung wird nur von den Flagellaten vertilgt. Wir sprachen davon in 1, 5 und 1, 47. Scherffel hat neuerdings noch zu den bekannten einige Beispiele hinzugefügt.

Literatur.

Arber, E. A. N., On the effect of nitrates on the carbon-assimilation of marine Algae. Ann. of bot. 1901. **15.** p. 669—83.

Artari, A., Über die Entwickelung der grünen Algen unter Ausschluß der Bedingungen der CO_2-Assimilation. Bull. de la soc. imp. des naturalistes de Moscou. 1899. p. 39—47.

—— Zur Ernährungsphysiologie der grünen Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. **19.** p. 7—10.

—— Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. Das. 1902. **20.** p. 172.

— Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. Das. 1902. **20.** p. 201.

— Einfluß der Konzentration der Nährlösungen auf die Entwickelung einiger grüner Algen. I. Pringsh. Jahrb. 1904. **40.** p. 593.

Baur, E., Über zwei denitrifizierende Bakterien aus der Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1901. **6.** p. 11.

Beijerinck, M. W., Notiz über Pleurococcus vulgaris. Bakt. Zentralbl. II. **4.** p. 785.

—— Das Assimilationsprodukt der Kohlensäure in den Chromatophoren der Diatomeen. Rec. des trav. bot. Neerland. 1904. **1.**

— Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 725.

—— Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasitenk. I. 1893. **13.** p. 368.

Belzung, E., Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle. Ann. sc. nat. bot. 7 sér. **5.** p. 179.

— Remarques rétrospectives sur les corps bleuissants et leur classification. Journ. de bot. 1892. p. 456.

Benecke, W., Über die Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898. **56.** p. 83.

—— Über Oxalsäurebildung in grünen Pflanzen. Das. 1903. **61.** p. 79.

— und Keutner, J., Über stickstoffbindende Bakterien aus der Ostsee. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **21.** p. 333.

Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 690.

—— Protoplasmamechanik. Leipzig 1886. p. 57.

Bineau, A., Observations sur l'absorption de l'ammoniaque et des azotates par les végétations cryptogamiques. Ann. de chimie et de phys. 1856. 3 sér. **46.** p. 60.

Bohlin, K., Siehe **1.** p. 25.

Bokorny, Über Stärkebildung aus verschiedenen Stoffen. Ber. d. d. bot. Ges. 1888. **6.** p. 46.

—— Einige Versuche über die Abnahme des Wassers an organischer Substanz durch Algenvegetation. Arch. f. Hygiene. 1892. **14.** p. 202.

—— Über die organische Ernährung grüner Pflanzen und ihre Bedeutung in der Natur. Biolog. Zentralbl. 1897. **17.** 1.

—— Einige Versuche über die Stickstoffernährung grüner Pflanzen. Chemiker-Ztg. 1896. p. 53.

Über den Einfluß des Kalziums und des Magnesiums auf die Ausbildung der Zellorgane. Botan. Zentralbl. 1895. **62.** p. 1.

Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung von Vaucheria sessilis. Bot. Ztg. 1878. **36.** p. 497.

Bouilhac, R., Sur la fixation de l'azote atmosphérique par l'association des algues et des bactéries. Compt. rend. 1896. **123.** p. 828.

—— Influence du méthylal sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. Das. 1901. **133.** p. 751.

—— Influence de l'aldéhyde formique sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. Das. **135.** p. 1369.

—— Sur la végétation du Nostoc punctiforme en présence de différents hydrates de carbone. Das. 1901. **133.** p. 55.

Bourget, P., Sur l'absorption de l'iode par les végétaux. Comptes rend. 1899. **129.** p. 768.

Brandt, K., Über den Stoffwechsel im Meere. I. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1899. N. F. **4.** p. 215.

—— Über den Stoffwechsel im Meere. II. Das. 1902. **6.** p. 25.

—— Über die Bedeutung der Stickstoffverbindungen für die Produktion im Meere. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1904. **16.** p. 383.

Bruns, E., Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora. 1894. p. 159.

Buchanan u. a., Rep. on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. 1884 u. 1889. **1** u. **2.**
Bütschli, O., Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.
—— Weitere Ausführungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Leipzig 1896.
Charpentier, P. G., Recherches sur la physiologie d'une Algue verte. Ann. Inst. Pasteur. **17.** 369.
—— Alimentation azotée d'une Algue: le Cystococcus humicola. Das. **17.** p. 321.
Chatin, A., Über das Vorkommen von Jod in Süßwasserpflanzen. Ann. d. Chemie und Pharmacie. 1850. **75.** p. 61.
Chick, H., A study of a unicellular green Alga occuring in polluted water, with especial reference to its nitrogenous metabolism. Proc. roy. soc. 1903. **71.** p. 458.
Chodat, R., Études de biologie lacustre. Bull. herb. Boiss. 1898. **6.** p. 65.
Cohn, F., Fabrikation von Jod und Brom aus Seetang. Jahresber. d. Schles. Ges. für vaterl. Kultur. 1877. p. 142.
Crato, E., Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden. Bot. Ztg. 1893. p. 157.
—— Über die Hansteen'schen Fucosankörner. Ber. d. d. bot. Ges. 1893. **9.** p. 235.
—— Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Elementarorganismus. Cohn's Beitr. 1896. **7.** p. 407.
Devaux, H., Exchanges gazeux des plantes aquatiques. Ann. sc. nat. bot. 1889. 7 sér. **9.** p. 35. Hier weitere Literatur.
Engelmann, Th. W., Über die Assimilation von Haematococcus. Bot. Ztg. 1882. **40.** p. 663.
—— Sauerstoffausscheidung im Mikrospektrum. Das. 1882. **40.** p. 419.
—— Farbe und Assimilation. Das. 1883. **41.** p. 1.
—— Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichtes und Assimilation in Pflanzenzellen. Das. 1884. **42.** p. 81.
Ernst, A., Siphoneenstudien. IV. Flora. 1904. **93.** p. 13.
Eschle, Über den Jodgehalt einiger Algenarten. Zeitschr. f. physiol. Chem. 1897. **23.** p. 23.
Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biologiques de St. Pétersbourg. 1867. **6.** p. 277.
Feitel, R., Beiträge zur Kenntnis der denitrifizierenden Meeresbakterien. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1903. **7.**
Fleissig, P., Über die physiologische Bedeutung der ölartigen Einschlüsse in der Vaucheria. Diss. Basel. 1900.
Flückiger, F. A., Nachweisung des Jods in Laminaria. Arch. d. Pharm. 1887. p. 519.
Focke, G. W., Physiologische Studien. Bremen 1854. **2.**
Forel, Le Léman. **2.** p. 575.
Frank, A. B., Über die stickstoffbindenden Algen des Ackerbodens. Tagebl. d. 61. Vers. d. Naturf. und Ärzte in Köln. 1888. p. 43.
—— Über den Nachweis der Assimilation freien Stickstoffes durch erdbewohnende Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1889. **7.** p. 34.
—— Die Assimilation des freien Stickstoffes durch die Pflanze. Bot. Ztg. 1893. **51.** p. 139.
—— Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Das. 1904. **62.**
Gautier, A., Examen de l'eau de mer puisée à différentes profondeurs. Variations de ses composés iodés. Compt. rend. 1899. **129.** p. 9.
—— L'iode dans l'eau de mer. Das. 1899. **128.** p. 1069.
—— Présence de l'iode en proportions notables dans tous les végétaux à chlorophylle de la classe des algues et dans les sulfuraires. Das. 1899. **129.** p. 191.
Gödechens, Analyse der Asche einiger Fucus-Arten. Ann. d. Chemie u. Pharmazie v. Wöhler und Liebig. 1845. **54.** p. 350.
Golenkin, Algologische Notizen. Bull. de la soc. impér. d. naturalistes à Moscou. 1894. p. 258.
Gottlieb, J., Über eine neue mit Stärkemehl isomere Substanz. Ann. d. Chemie u. Pharmazie. 1851. **75.**
Gran, H. H., Studien über Meeresbakterien. I. Reduktion von Nitraten und Nitriten. Bergens Museums Aarbog. 1901. Nr. 10. p. 1.
Grintzesco, J., Recherches experiment. sur la morphologie et la physiologie de Scenedesmus acutus Meyen. Bull. Herb. Boiss. 1902. 2. sér. **2.** p. 219.
—— Chorella vulgaris Beijer. Revue gén. de bot. 1903. **15.** p. 1.

Hamberg, Beiträge zur Chemie des Meerwassers. Journ. f. prakt. Chemie. 1886. **33.** p. 140 und 433.
Hansen, A., Stoffbildung bei den Meeresalgen. Mitt. a. d. zool. Stat. zu Neapel. 1893. **11.** p. 255.
Hansteen, B., Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen. Pringsh. Jahrb. 1892. **24.** p. 317.
—— Über das Fucosan als erstes scheinbares Produkt der Kohlensäureassimilation bei den Fucoideen. Das. 1900. **35.** 611.
Hartleb, R., Versuche über die Ernährung grüner Pflanzen mit Methylalkohol, Weinsäure, Apfelsäure und Zitronensäure. Diss. Erlangen. 1895.
Hassak, Über die Verhältnisse von Pflanzen zu Bikarbonaten und über Kalkinkrustationen. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 465.
Henckel, s. **1.** 731.
Hoppe-Seyler, Über die Verteilung absorbierter Gase im Wasser. Schr. des Vereins f. Geschichte des Bodensees. 1895. **24.** p. 29.
Hüfner, G., Über die Farbe des Wassers. Archiv f. Anat. u. Physiol. von du Bois-Reymond. Physiol. Abt. 1891. p. 88.
—— Über die Geschwindigkeiten, mit denen sich die atmosphärischen Gase im Wasser verbreiten und über die biologische Bedeutung zweier von diesen Größen. Arch. f. Physiol. 1897. p. 112.
Hunger, F. W. T., Über das Assimilationsprodukt der Dictyotaceen. Pringsh. Jahrb. 1902. **38.** p. 70.
Jacobsen, Wasseruntersuchungen. Ergebnisse der Untersuchungsfahrten S. M. Knbt. »Drache« in der Nordsee. Berlin 1886.
Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
Karsten, G., Über farblose Diatomeen. Flora. **89.** p. 404.
Khawkine, W., Recherches biologiques sur l'Astasia ocellata et l'Euglena viridis. Ann. des sc. nat. zool. 1885. 6 ser. **19.** No. 7; 1886. 7 ser. **1.** p. 319.
Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. d. bot. Ges. 1887. **5.** p. 181.
—— Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
—— Organisation einiger Flagellatengruppen usw. Unters. aus dem bot. Inst. Tübingen. 1883. **1.** p. 239.
Klein, J., Die Kristalloide der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 23.
Knauthe, K., Kreislauf der Gase in unseren Gewässern. Biol. Zentralbl. 1898. **18.** p. 785. Gasgehalt der Gewässer im Winter. Das. 1899. **19.** p. 783.
Koch, L., Untersuchungen über die bisher für Öl oder Phloroglucin gehaltenen Inhaltskörper der Fucaceen. Diss. Rostock. 1896.
—— und Kossowitsch, Über die Assimilation von freiem Stickstoff durch Algen. Bot. Ztg. 1893. p. 321.
Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
—— Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 361.
Kolkwitz, R., Beitr. z. Biologie der Florideen. Wiss. Meeresunters. 1900. N. F. 4. Abt. Helgoland.
Koorders, S. H., Notiz über die dysphotische Flora eines Süßwassersees in Java. Natuurk. Tijdschrift voor Nederl. Indie. 1902. ser. 3. **5.** p. 119—29.
Kossowitsch, P., Untersuchungen über die Frage, ob die Algen freien Stickstoff assimilieren. Bot. Ztg. 1894. **52.** p. 97.
Kraus, G., Einige Beobachtungen über den Einfluß des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Pringsh. Jahrb. 1869/70. **7.** p. 511.
Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Laubbäume. Beiträge zur Physiologie und Morphologie niederer Organismen v. W. Zopf. 1894. **4.** p. 69.
—— und Schneidewind, Sind niedere chlorophyllgrüne Algen imstande, den freien Stickstoff der Atmosphäre zu assimilieren und den Boden an Stickstoff zu bereichern? Landw. Jahrb. 1900. **29.** p. 771.
Kühne, W., Über die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung. II. Verhalten des Protoplasmas in Gegenwart von Chlorophyll. Zeitschr. f. Biologie. 1898. **36.** N. F. **18.** p. 1. Hier auch ältere Literatur.
Küster, E., Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 77.
Leitgeb, H., Die Inkrustation der Membran von Acetabularia. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien. 1887. p. 96.
Loew und Bokorny, Chemisch-physiologische Studien über Algen. Journ. f. prakt. Chemie. 1887. **144.** p. 272.

Loew, O., Über die physiologische Funktion der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora. 1892. p. 368.
—— Über die physiologischen Funktionen der Kalziumsalze. Botan. Zentralbl. 1898. **74.** p. 257.
Lovén, H., Några rön om Algernas anding. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handl. 1891. **17**[3]. No. 3.
Lüders, J. E., Beobachtungen über . . . Diatomeen. Bot. Ztg. 1862. **20.** p. 41.
Lutz, L., Recherches sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique. Ann. sc. nat. bot. 1898. 8. sér. **7.** p. 1.
Matruchot, L. et Molliard, M., Variations de structure d'une algue verte sous l'influence du milieu nutritif. Rev. gén. bot. **14.** p. 113.
Mereschkowsky, C., Über farblose Pyrenoide und gefärbte Elaeoplasten der Diatomeen. Flora. 1903. **92.** p. 77.
Merget, A., Sur les échanges gazeux etc. Comptes rendus 1877. **84.** p. 376 u. 959.
Meyer, Arthur, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895.
—— Orientierende Untersuchungen über Verbreitung, Morphologie und Chemie des Volutins. Bot. Ztg. 1904. **62.** p. 113.
—— Zusammensetzung des Zellsaftes von Valonia utricularis. Ber. d. d. bot. Ges. 1891. **9.** p. 77.
—— H., Untersuchungen über einige Flagellaten. Revue suisse de zoologie. 1897. **5.** p. 43.
Migula, W., Über den Einfluß stark verdünnter Säurelösungen auf Algenzellen. Diss. Breslau. 1889.
Möller, H., Über das Vorkommen der Gerbsäure usw. Mitth. d. Naturw. Ver. f. Neu-Vorpommern u. Rügen. 1888. **19.** 3.
Molisch, H., Die Ernährung der Algen. Süßwasseralgen. I. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. mathem.-naturw. Kl. 1895. **104**[1]. p. 783.
—— II. Abt. Das. 1896. **105**[1]. p. 663.
Murray, J., and Irvine, J., Coral reefs and other carbonate of lime formations in modern seas. Nature. 1890.
—— and Renard, Report on Deap-Sea Deposits. Challenger-Expedition. 1891.
Nadson, G., Stärkebildung aus organischen Substanzen in den chlorophyllführenden Zellen der Pflanzen. (Russ. Arb. des Petersb. Naturf. Vereins. 1889. Referat. Botan. Zentralbl. 1890. **42.** p. 48.
Nägeli, C., Sphärokristalle in Acetabularia. Nägeli's Botan. Mitt. 1863. **1.** p. 206.
—— Untersuchungen über Florideen. Zeitschr. f. wiss. Bot., herausg. v. Nägeli u. Schleiden. **3.** p. 220.
Nathansohn, A., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Pringsh. Jahrb. 1902. **38.** p. 280.
Natterer, K., Chemische Untersuchungen von der Expedition S. M. Schiff »Pola«. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. 1898. **65.** p. 445. Dort weitere Literatur.
Noll, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenb. Ges. zu Frankfurt. 1890. **15.** p. 147.
—— Die geformten Proteine im Zellsaft von Derbesia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 312.
Oltmanns, F., Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**
Ono, N., Wachstumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Journ. coll. sc. imp. Univ. Tokyo. 1900. **13.** p. 1.
Palladin, W., Über normale und intramolekulare Atmung der einzelligen Alge Chlorothecium saccharophilum. Bakt. Zentralbl. 2. Abt. **11.** p. 146–54.
Palmer, T. C., Demonstration of absorption of carbon dioxide and of the generation of oxygen by Diatoms. Proc. of the Acad. for the nat. sc. of Philadelphia. 1897. p. 142.
Pampaloni, L., Sopra un singolare modo di comportarsi di un alga, allorche venga coltivata in determinate sostanze nutritizie. Nuovo giorn. bot. Italiano. 1903. **10.** p. 602.
Pennington, M. E., A chemical-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univers. of Pensylvania. New series. No. 2.
Petraschevsky, L., Über Atmungskoeffizienten der einzelligen Alge Chlorothecium saccharophilum. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22.** p. 323.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. II. Aufl.
Pringsheim, N., Über die Entstehung der Kalkinkrustationen der Süßwasserpflanzen. Pringsh. Jahrb. 1888. **19.** p. 138.

Radais, Sur la culture pure d'une algue verte; formation de chlorophylle à l'obscurité. Compt. rend. 1900. **130.** p. 793—96.
Rattray, Evolution of oxygen by sea weeds. Transact. etc. bot. soc. of Edinburgh. 1886. **16.** p. 245.
Reinke, J., Die zur Ernährung der Meeresorganismen disponiblen Quellen an Stickstoff. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 371.
—— Symbiose von Volvox und Azotobakter. Das. 1903. **21.** p. 482.
Ritter, G., Abhängigkeit der Plasmaströmung und Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora. 1899. **86** p. 329.
Rosanoff, Observations sur les fonctions et les propriétés des pigments de diverses algues etc. Mém. de la soc. imp. des sc. nat. de Cherbourg. 1867. **13.** p. 145.
Roth, J., Allgemeine und chemische Geologie. Bd. I.
Scherffel, A., Notizen zur Kenntnis der Chrysomonadineae. Ber. d. d. bot. Ges. 1904. **22.** p. 439.
Schimper, Ph. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper. Pringsh. Jahrb. 1885. **16.** p. 177.
Schlösing, Th. et Laurent, E., Sur la fixation de l'azote libre par les plantes. Comptes rend. 1892. **115.** p. 659 u. 732.
Schmitz, F., Beitr. z. Kenntnis der Chromatophoren. Pringsh. Jahrb. 1884. **15.** p. 1.
—— Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle. 1879.
—— Chromatophoren der Algen. Bonn 1882.
Senn, G., **1.** p. 192.
Tieghem, van, Note sur les globules amylacées des Floridées et des Corallinées. Ann. sc. nat. bot. 1865. 5 sér. t. **3.** p. 315.
Tornöe, H., Chem. Untersuchungen in: The norwegian ... Expedition 1876/78. **2.** 1880. ... Auch Journ. etc. ... Ausführl. Literatur.
Waage, Th., Über das Vorkommen und die Rolle des Phloroglucins in der Pflanze. Ber. d. d. bot. Ges. 1890. **7.** p. 250.
Wakker, J. H., Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Pringsh. Jahrb. 1888. **19.** p. 488.
Wiesner und Molisch, Gasbewegung in der Pflanze. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien: math.-naturw. Kl. 1889. **98**[1]. p. 670.
Wille, N., Über die Blasen der Fucaceen. Biologiska Förenings Forhandlingar in Stockholm. 1889. **1.** p. 63.
—— Om Fucaceernes Blaerer. Bih. till Svenska Acad. Handl. 1889. **14**[3].
—— Über die Wanderung der anorganischen Nährstoffe bei den Laminariaceen. Festschr. f. Schwendener. Berlin 1889. p. 321.
Wyplel, M., Über den Einfluß einiger Chloride, Fluoride und Bromide auf Algen. 25. Jahresber. d. niederösterr. Landes-Realgymn. in Waidhofen a. d. Thaya.
Zumstein, H., Zur Morphologie und Physiologie der Euglena gracilis Klebs. Pringsh. Jahrb. 1900. **34.** p. 176.

V. Die Lebensbedingungen.

1. Das Substrat.

Plankton und Benthos sind heute allgemein bekannte Begriffe. Der erste wurde von Hensen eingeführt, der zweite von Häckel. Ich erinnere daran, daß unter Plankton die im Wasser suspendierte »Schwebeflora«, unter Benthos die Masse der auf irgend einer Unterlage festgehefteten Pflanzen verstanden wird.

Wir haben hier nur von den letzteren zu reden.

Fast jeder Fischer weiß, daß sandiger oder schlammiger Boden der Gewässer von einer makroskopisch sichtbaren Vegetation frei ist; eine solche findet sich aber oft in großer Üppigkeit dort ein, wo irgend ein festes Substrat, besonders Felsmassen, den Sohlen, Krallen und Haftscheiben der Algen einen Stützpunkt gewähren.

Wissenschaftlich hat wohl zuerst Lorenz diese Verhältnisse für den Quarnero klargelegt, nach ihm finden sich dann fast in allen Meeresfloren ähnliche Angaben, so bei Le Jolis, Kjellman, Reinke, Kuckuck, Rosenvinge, Svedelius, Berthold, Schröter und Kirchner usw., in älteren Werken sind meistens nur Andeutungen gegeben.

Lorenz sagt, Sandstrand und Schlammküsten seien zu »volibel«, um Algen aufkommen zu lassen: und es ist ja auch klar, daß ein Pflanzenwuchs in größerem Umfange nicht erstehen kann, solange die feinen Partikel, welche jene Böden zusammensetzen, durch Wellenbewegung oder durch Strömungen in der Tiefe gegen einander gerieben werden. Sobald aber am Grunde der fraglichen Gewässer völlige oder relative Ruhe herrscht, kommt auch je nach der Lokalität eine mehr oder weniger reichliche Flora auf. Dasselbe gilt von weichen Gesteinen, die vom Wasser leicht angegriffen werden, wie der Tuff.

Aus den angeführten Gründen sind weite Strecken der Ost- und Nordsee, der nordsibirischen Meere, des Mittelmeeres usw., ja auch großer Binnenseen im obigen Sinne vegetationslos; in ganz ruhigen Buchten aber, sowie auf dem Boden der Landseen finden sich auf Schlamm usw. bereits Diatomeen und kleine Grünalgen in großen Scharen ein. Besonders Naviculeen und andere bewegliche Formen überziehen dort den »Schlick« oft so massenhaft, daß er (z. B. an Elbe- und Wesermündung bei Ebbe, ebenso in der Adria nach Lorenz) gelbbraun erscheint, und häufen sich in solchen Mengen an, daß schon Ehrenberg von einem Diatomeenschlick reden konnte, den er aus verschiedenen Häfen und Buchten sammelte und analysierte, indem er gleichzeitig den massenhaften Zuwachs berechnete. Auch in Süßwässern können natürlich Diatomeenanhäufungen in dieser Art erfolgen (man vgl. auch Karsten, Schütt u. a.). Ob solche dann direkt zur Entwickelung der Kieselguhrlager führen können, oder ob es sich um eine nachträgliche Zusammenschwemmung handelt, lasse ich dahingestellt.

Den Diatomeenanhäufungen auf schlammig-sandigem Grunde entsprechen solche von Desmidiaceen auf dem Boden von Moor-Seen, Tümpeln und Gräben. In den aufgelockerten und aufgeschwemmten Torfmassen leben, wie bekannt, zahlreiche Vertreter jener Familie, und da auch sie beweglich sind, haben sie, wie die Naviculeen u. a., die Möglichkeit, stets auf die Oberfläche des lockeren Bodens emporzukriechen, selbst wenn sie einmal infolge schwacher Bewegungen des letzteren zugedeckt werden.

Ruhiger Sand- und Schlammgrund trägt aber unter gewissen Bedingungen mehr als Diatomeen und Desmidiaceen. So dürften jedem Neapel besuchenden Botaniker die Caulerpa-Wiesen im Golf von Bajae usw. bekannt sein. Hier kriecht der Stamm jener Alge im Schlammboden, und viele andere Caulerpa-Arten der Tropen werden in ähnlicher Weise wachsen. Zu ihnen scheinen sich gelegentlich andere Siphoneen zu gesellen. Die in **1**, 292 abgebildete Aurainvillea trägt auf und in dem keuligen Unterteile reichlich Muschelfragmente, sie kann nur in einem mit solchen durchsetzten Boden gewachsen sein, und wenn tatsächlich der ganze rübenförmige Teil in diesen eingesenkt war, wie ich annehme, so fehlt sicher der Halt nicht.

Eine Halimeda-Art, die ich G. Karsten verdanke, muß ähnlich leben. Sie hat an der Basis an Stelle der Haftscheibe ein riesiges Büschel von Wurzelfäden, und diese dringen zweifellos ebenso in den sandigen oder schlammigen Boden ein wie die Wurzeln der Phanerogamen.

Dasselbe gilt wohl auch für die Rhizoiden und ev. auch für die Vorkeime der Characeen. Sie schieben sich in den sandigen oder schlammigen Grund der Seen und Tümpel ein, ohne eines harten Substrates zur Anheftung zu bedürfen. In den meisten Gewässern, in welchen Characeen fortkommen, ist ja auch die Wasserbewegung so gering, daß eine sehr energische Festheftung überflüssig erscheint.

Allen solchen Formen schließen sich dann die Seegräser im weitesten Sinne, die Zosteren, Posidonien usw. an, d. h. jene Meeresphanerogamen, welche vermöge ihres kriechenden Rhizoms im sandigen oder grusigen Meeresboden festen Fuß fassen können. Zostera-Wiesen bedecken vorzugsweise den relativ ruhigen Boden nördlicher Meere, während Posidonia (ohne Zostera völlig auszuschließen) das Mittelmeer usw. bewohnt, und zwar nicht selten in nennenswerten Tiefen.

Uns interessieren diese Phanerogamen, weil sie das Substrat für zahlreiche große und kleine Algen schaffen, welche sich auf ihren Blättern festheften, und insofern haben sie dieselbe Wirkung wie Phragmites, Scirpus, Juncus, Nymphaea, Nuphar, Potamogeton usw. im süßen Wasser, welche auch zahlreiche Algen auf Sprossen und Blättern tragen und somit ebenfalls die Ansiedelung auf sandigen Gebieten vorbereiten, die den Algen sonst verschlossen wäre.

Algen-Oasen in der Sandwüste kann aber, außer den erwähnten »Zostereten«, jeder feste und festliegende anorganische Körper hervorrufen. Jedes Steinchen, das aus dem Sande oder Schlick hervorschaut, jeder Pfahl einer Hafenmole, einer Landungsbrücke oder einer Badeanstalt kann zu einer Siedelungsstätte für ein Algenbenthos werden. Solche Miniaturoasen sind wohl am ausgeprägtesten dort zu finden, wo leere Schalen von Mollusken oder diese selbst im lebenden Zustande an mäßig bewegten Orten auf dem Boden liegen. So gibt Kjellman an, daß im Skagerrak sich seine Tilopteris-Formation (und auch die Punctaria-Gruppe) in 9—18 Meter Tiefe auf Boden finde, der Ton mit lebenden und toten Muscheln usw. aufweist. Die Algen besiedeln natürlich nur die Muscheln. In ähnlicher Weise kommt Dasycladus bei Neapel wie im Quarnero auf Steinen vor, welche in Sand

oder Schlamm halb eingebettet liegen. Bei Bajae werden mit Vorliebe Ziegelsteine altrömischer Villen, welche auf den Meeresboden geraten sind, als Wohnstätte aufgesucht (**1**, 274, Fig. 168).

Eine etwas größere Oase in der fast algenfreien Schlickwüste der Nordsee stellt dann Helgoland mit seinen Klippen dar. Es gleicht fast einem Algengarten. Andere Inseln anderer Meere werden sich ähnlich verhalten. Sie führen dann hinüber zu den Schären und Klippen der nordischen Meere, zu den Felsküsten des Südens usw., kurz zu jenen Stätten, welche seit alters als Fundgruben für Algen bekannt sind. Hier ist an geeigneten Plätzen das Gestein so dicht mit Algen bedeckt, daß das Substrat nicht mehr direkt gesehen wird, und wenn der Name nicht so unschön wäre, könnte man hier mit Lorenz von einem »Tangicht« reden, das alles überzieht.

Mögen die Küsten aus Granit oder Gneiß, aus Kalk oder Dolomit bestehen, das macht, soweit man bislang weiß, in der Besiedelung durch Algen keinen Unterschied, höchstens scheint gelegentlich die Härte des Gesteins in Frage zu kommen. Chodat gibt wenigstens an, daß an den Küsten der Insel Man Fucus mit Vorliebe auf dem weicheren Kalkgestein keime, während er die härteren, weißen Adern in demselben meide.

Dazu paßt im gewissen Sinne eine Angabe von Stockmeyer, wonach Desmonema Wrangelii Born. et Flahault, eine Bachalge aus der Gruppe der Cyanophyceen nur in Gneißgebieten auftritt, in anderen geologischen Formationen aber nur dann gefunden wird, wenn Gneißblöcke sich in diese verirrt haben.

Im einzelnen sind solche Dinge leider noch wenig untersucht. Im allgemeinen glaube ich, daß die Algen bezüglich des Substrates überhaupt nicht wählerisch sind. Viele kommen auf lebendem wie auf totem Boden vor, und in einem späteren Kapitel wird noch berichtet werden, daß endophytische Formen auch auf leblosem Materiale durchaus fortkommen.

2. Wasserbewegung.

An allen Küsten, an welchen Ebbe und Flut regelmäßig wechseln, zeichnet der Stand des »Hochwassers« eine obere Grenze, die Flutmarke, und der des »Niedrigwassers« eine untere, die Ebbemarke. Die Zone zwischen beiden, welche im Laufe eines Tages zweimal auf mehrere Stunden bloßgelegt wird, nennt Kjellman die Litoralregion. Was auf diese nach unten hin bis zur Tiefe von 40 m folgt, ist die sublitorale Zone, und letztere wird wieder durch die großen Tiefen, die elitorale Region abgelöst.

Dieser Bezeichnungsweise, die mir die relativ einfachste zu sein scheint, folge ich hier, indem ich die etwas komplizierteren Benennungen von Lorenz u. a. beiseite lasse und bemerke, daß man mit Kjellman auch wohl in den Meeren, welche Ebbe und Flut nicht deutlich erkennen lassen, die gleiche Bezeichnung verwenden kann. Hier ist die Litoralregion eine Zone, welche bis zu einer Tiefe von 1—2 Metern unter dem höchsten Wasserstande reicht. Mag dieselbe auch nicht regelmäßig entblößt werden, so liegt sie doch recht häufig frei, wenn Winde oder andere Faktoren ein Fallen des Wassers herbeiführen.

Die Algen der Litoralregion müssen vermöge der Eigenart ihres Standortes nicht bloß einen mehr oder weniger langen Aufenthalt in der Luft vertragen, sondern sie müssen sich auch mit der Wasserbewegung abfinden.

Wie sie das erstere tun und wie sie äußere Form und inneren Bau den Wellen anpassen, soll in einem späteren Kapitel erörtert werden, hier fragt es sich nur, welche Standorte die Bewegung des Mediums den einzelnen Tangen anweist.

Da wären wohl zunächst die Algen der sogenannten Spritzzone zu erwähnen, d. h. solche Formen, welche noch über die Litoralregion nach oben hinausgehen. Dahin gehört in erster Linie Nemalion, das in Nord wie Süd über das Normalniveau des Wassers emporsteigt, ferner Pelvetia, Bangia, Gelidium, Porphyra, Cladophora, Polysiphonia sertularioides, Bryopsis muscosa, Sphacelaria tribuloides usw. aus den verschiedensten Meeren.

Alle diese Tange können schon einmal in relativ stillen Lagen unmittelbar unter der Flutmarke vorkommen, meistens aber suchen sie sich Plätze, an welchen starke Brandung die Spritzwellen hoch empor treibt; hier fühlen sie sich offenbar äußerst wohl und sie besiedeln das feste Substrat gerade so weit, als die Spritzer reichen.

Manche von den erwähnten Formen ertragen nur die skizzierte Lebensweise, für andere aber scheint das häufige Auftauchen direkt Bedürfnis zu sein. Lorenz wie Berthold machen in dieser Beziehung vor allem auf Nemalion und Bangia aufmerksam. Diese Algen gehen auch dort, wo Platz ist, niemals in die Tiefe, sie halten sich immer an der Flutmarke oder über derselben.

Im Brackwasser kann nach Lorenz Enteromorpha compressa die vorerwähnten Algen vertreten und in Süßwasserseen, z. B. im Bodensee nach Schröter und Kirchner, wird die Spritzzone eingenommen von Ulothrix, Spirogyra adnata usw., an anderen Orten von Cladophoren usw.

Diesen muß man wohl die Ulothrix-Arten, die Cladophoren, Lemanea u. a. an die Seite stellen, welche an der Oberfläche reißender Ströme und Bäche (z. B. an Schiffbrücken, Brückenpfählen, Wasserrädern usw.) oder auch in und an Wasserfällen, sowie auf dem Grunde kleiner, flacher Bäche vorkommen. Es ist jedenfalls bezeichnend, daß mit solchen Grünalgen vereint auch im Süßwasser eine Bangia (vgl. z. B. Tscherning) gefunden wird, als Vertreter einer Gattung, die sonst im Meere eine oberflächliche Lebensweise führt. Für solche Auffassung sprechen auch die Kulturversuche von Klebs: Ulothrix wuchs vortrefflich unter dem Tropfenfall eines Brunnens.

Erwin Baur hat mir nun erzählt, daß an den norwegischen Küsten in die Spritzzone auch Flechten vom Lande aus einwandern. Xanthoria parietina, in Finnmarken fast ausschließlich Strandpflanze, rückt gelegentlich in die Spritzregion ein, viel weiter dringen in dieselbe Lichina und Verrucarien vor. Letztere bilden unter der Hochwasserlinie oft breite Gürtel oder wechseln mit Hildebrandtien usw. ab, um schließlich eine landkartenähnliche Zeichnung hervorzurufen.

Die Spritzalgen wie auch die Flechten steigen, wie schon erwähnt, zum Teil auch in die litorale Region hinab, bilden sogar gelegentlich einen wesentlichen Bestandteil der hier vorhandenen Vegetation; zu ihnen gesellen sich aber noch zahlreiche andere Formen. Unter diesen springen in den nordischen Meeren besonders Fucus, sowie Ascophyllum, Himanthalia u. a. in die Augen. Sie bedecken die Küsten der Nordsee, des atlantischen Ozeans, soweit sie festes Substrat bieten, mit einem oft mehrere Meter breiten Gürtel, und bei Niedrigwasser gewähren die auf dem Gestein ausgebreiteten Fucus-Arten oder die von den Felsen herabhängenden Riemen der Himanthalia usw. einen eigenartigen Anblick (Fig. 521). Der Fucaceengürtel ist bisweilen so dicht, daß er schon von Ferne erkannt werden kann, wenn man sich zu Schiff der Küste nähert.

Bei den meisten Bewohnern der Litoralregion, speziell bei den Fucaceen (außer Pelvetia) handelt es sich nicht mehr um Formen, welche auftauchen müssen, sondern um solche, welche periodische Trockenlegung vertragen,

Fig. 521 n. Börgesen. *Fucus vesiculosus* oben, *Ascophyllum nodosum* unten, an Klippen der Färöer bei Niedrigwasser.

denn viele von ihnen leben auch (z. B. in der Ostsee) an Stellen, an welchen sie ständig von Wasser bedeckt sind.

Der Standort solcher Algen wie auch anderer, welche in den oberen Regionen der sublitoralen Zone gedeihen, wird, soweit die Verteilung in horizontaler Richtung in Frage kommt, wesentlich durch die Bewegungs-

energie des Wassers während der Zeit bedingt, in welcher letzteres die Tange völlig bedeckt, die Spritzwellen spielen keine Rolle mehr.

Berthold hat besonders für den Golf von Neapel diese Dinge behandelt, er zeigte, daß an den exponiertesten Orten der dortigen Küsten, etwa an der Ebbemarke, sich Corallina mediterranea in großen Rasen und auf weite Strecken hin ansiedelt, während sie in den ruhigen Buchten und größeren Tiefen vollständig fehlt.

Etwas weniger bewegtes Wasser sucht Gelidium corneum auf, und ihm reihen sich sukzessive Cystosira ericoides, Cyst. abrotanifolia, Stypocaulon, Haliseris und Dictyota an. Besonders letztere Formen lieben ruhige Plätzchen und steigen dort in tiefere Regionen, wo oben Brandung herrscht.

Ganz ähnliches berichtet Lorenz aus dem Quarnero. Für die Gesamtauffassung der Erscheinung macht es nichts aus, daß er Gelidium in stark bewegtes, Corallina in etwas ruhigeres Wasser versetzt.

Aus den Angaben beider Autoren ist auch sehr hübsch ersichtlich, wie die verschiedenen Stellen verschieden geformter Felsen, Klippen usw. mit ganz verschiedener Energie von den Wellen bespült werden und wie demgemäß sich die Algen placieren. Behauene Granitblöcke oder Zementwürfel, wie sie bei Hafenbauten versenkt werden, tragen, davon kann man sich an der See leicht überzeugen, solange sie frei liegen, an ihrer annähernd horizontalen Oberseite ganz andere Algen als an den vertikalen Wänden, und in analoger Weise werden natürliche horizontale Steinplatten ganz anders besiedelt als steil abstürzende Wände.

Lorenz hat auch wohl zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß die Barren oder Riffe, welche den sandigen Küsten häufig vorgelagert sind, durch Abschwächung der Wellenbewegung gewissen Algen das Fortkommen ermöglichen. So wächst im Quarnerischen Golf Cystosira discors in den Tälchen hinter den Barren, und in der Ostsee boten mir gerade die Vertiefungen hinter den Riffen gute Gelegenheit zum Sammeln von Algen. Hier findet sich unter anderem die Furcellaria-Formation, die auch weiter im Norden so massenhaft auftritt (Kjellman); die Furcellaria selber vermag sich an derart geschützten Stellen mit ihren Rhizomen (Fig. 328, **1**, 543) zwischen Steinchen, grobem Sand usw. festzukrallen.

Wenn wir die Einwirkung der Wellenbewegung besonders an Beispielen aus südlichen Meeren zu demonstrieren suchten, so geschah das, weil hier einige besonders klare Angaben vorliegen, im übrigen gilt für nordische resp. polare Meere dasselbe. Die Macrocystis- und wohl auch die Lessonia-Arten sind ausgeprägte Brandungsalgen, und die Reisenden, z. B. Darwin, schildern, wie diese großen Tange einerseits von den Wellen gehoben werden, andererseits aber auch zur Beruhigung derselben einiges beitragen.

Auch viele Laminarien leben, wie das Foslie schildert, in stark bewegtem Wasser, andere ziehen sich vor der Brandung zurück, wie weiter unten berichtet wird. Die Fucaceen meiden nach Kjellman sehr stark bewegtes Wasser, und besonders Ascophyllum scheint sich mit Vorliebe hinter die Schären zurückzuziehen.

Weitere Einzelheiten hier zu geben, ist kaum erforderlich, gerade diese Dinge sind, wenigstens in ihren wesentlichsten Erscheinungsformen, der direkten Beobachtung leicht zugänglich.

Es ist selbstverständlich, daß nicht bloß die durch Wind erzeugte Wasserbewegung, sondern auch die aus anderen Ursachen resultierenden Strömungen die Verteilung der Algen an ihren Standorten beeinflussen. Das lehrt der einfachste Vergleich eines Bächleins mit einem stagnierenden Graben oder Tümpel, eines toten Flußarmes mit dem Fluß selber. Die-

selben Dinge machen sich aber auch im Meere bemerkbar. Berthold findet in Kanälen zwischen Inseln usw. eine reichere Flora als in offenen Meeresabschnitten, z. B. beobachtete er in der »Bocca piccola«, welche Capri von der sorrentiner Halbinsel trennt, noch bei 90 m Tiefe eine reiche Flora. Er führt das auf die dort laufenden Strömungen zurück. Ähnliche Dinge könnten auch an den Schären usw. in Frage kommen, doch liegen keine genaueren Angaben vor.

In den skizzierten Fällen sind die Wirkungen von Strom und Wogen zunächst mechanische; Energie der Wasserbewegung auf der einen, mechanische Gegenleistung der Algen auf der anderen Seite kommen in Frage. In diesem Sinne leistungsfähige Formen bleiben in Strom und Brandung fest und wachsen, schwächere werden gehemmt und suchen an ruhigeren Orten ihr Fortkommen.

Die Wachstumsstörungen durch Brandung usw., von denen wir reden, werden bei den meisten Algen schon in der Jugend erfolgen, besonders dann, wenn die Keimlinge unzureichend für jenen Zweck ausgerüstet sind; und deshalb treten sie in der Regel nicht augenfällig in die Erscheinung, gelegentlich lassen sich die Dinge aber doch an jungen Pflanzen verfolgen.

An älteren und größeren Tangen aber bemerkt sie auch der Laie. Jeder Sturm, der Massen von kleinen Florideen und Ectocarpeen an der Küste zusammentreibt, oder Hügel losgerissener Laminarien am Strande auftürmt, belehrt über solche Dinge und zeigt, daß bei kaum einer Alge eine absolut vollkommene Anpassung an die Wasserbewegung existiert. Im größten Maßstabe aber demonstriert Sargassum die Losreißung älterer Pflanzen vom Substrat. Man weiß, daß verschiedene Arten dieser Gattung in großen Mengen die Ostküsten Nord- und Mittelamerikas, die Gestade der westindischen, der Bahamainseln usw. bevölkern. Von diesen durch Brandung massenhaft losgeschlagen, häufen sie sich zum Teil an den Küsten an (und werden gelegentlich als Dung auf die Äcker geführt), zum Teil aber trägt sie der Golfstrom hinaus in den atlantischen Ozean. Vermöge der kreisenden Bewegung des ersteren häufen sich die Sargassen dann auf einem großen Gebiet (etwa zwischen Florida, den Azoren und den Kapverden) an, hier werden sie von den Seefahrern regelmäßig, bald in dichten, bald in lockeren Schwärmen angetroffen, aber niemals so reichlich, daß das Wasser völlig davon bedeckt wäre. Das ist die schon von Columbus vor Amerika entdeckte, von Humboldt und vielen anderen beschriebene, besprochene und befabelte Sargasso-See, über welche Krümmel in einer übersichtlichen Bearbeitung alle Literatur anführt.

Die Sargassum-Pflanzen wachsen zwar schwimmend noch etwas fort, aber sie fruchten nicht und sinken, schließlich absterbend, unter den Wasserspiegel hinab, so daß auch hier gewaltsame Loslösung vom Standort mit dem Tode des Tanges endigt.

Die Sargassen demonstrieren uns, makroskopisch leicht sichtbar, eine Wirkung von Wellenschlag und Strömungen, die an mikroskopisch kleinen Organismen ebenso nachweisbar ist, nämlich an denen des Planktons. Das was an Diatomeen, grünen Algen usw. in den Gewässern schwebt, ist bei weitem nicht alles autochtone Schwebeflora, sondern eine große Menge des gefundenen Planktons ist neritisch (Häckel), d. h. es besteht aus Arten, die zeitweilig am Boden leben, um erst später, von diesem losgelöst, ins freie Wasser hinausgetragen zu werden. Schütt sagt, daß sich jährlich ein »Strom von Grundpflanzen« in die Hochsee ergieße, und ähnliches betonen viele andere Planktonforscher, besonders Gran (s. a. Lohmann), der vieles zusammengestellt hat, wenn auch natürlich über die

Masse der fortgeführten Algen nicht immer völlige Einigkeit herrscht. Die Dinge werden aber auch nach Ort, Zeit und Art bei Algen verschieden sein. Einige Formen werden nur gelegentlich in das Plankton gerissen, andere bringen ihr Ruhestadium auf dem Grunde zu und kommen bald nach der Keimung ins Treiben, wieder andere berühren den Boden nie; man kann dann mit HÄCKEL von meroplanktontischen und holoplanktontischen Organismen reden.

Schon aus dem eben Gesagten ergibt sich auch, daß die Loslösung der treibenden Formen vom Substrat vielfach periodisch erfolgen muß. Auch dafür finden wir bei GRAN u. a. zahlreiche Beispiele. Diese zeigten freilich auch, daß es sich bei den ganzen Vorgängen nicht allein um eine mechanische Losreißung handelt, sondern daß in dieses Getriebe diejenigen Faktoren eingreifen, welche das Wachstum der Organismen fördern oder hemmen, z. B. die Temperatur.

So kann es dann kommen, daß zwar Strömungen die Planktonten fortführen, daß gewisse Arten sich aber doch konstant an gewissen Orten wieder zusammen finden, die nicht bloß durch die Wasserbewegung diktiert werden, sondern auch durch die Beschaffenheit der Plätze, von welchen die Organismen entführt werden. GRAN behandelt auch dieses.

Man wird geneigt sein, die Erfahrungen in der See auf Bäche, Flüsse, Seen usw. zu übertragen. Das kann man auch, aber es ist gleich zu betonen, daß es holoplanktontische Formen in diesen nicht oder nur wenige gibt. Das Plankton der Bäche und Flüsse (Potamoplankton), z. B. der Oder (SCHRÖDER) oder der Donau (BRUNNTHALER), besteht nur aus Formen, welche vom Boden losgerissen sind, und dasselbe gilt für viele große und kleine Seen; z. B. betont SCHMIDLE, daß die im Nyassasee schwebenden Algen fast alle dem Grunde entstammen; sie stellen nach ihm eine Auslese dessen dar, was schweben kann und dabei gegen Verletzungen einigermaßen widerstandsfähig ist. Deshalb sollen die Diatomeen in solchen Fällen überwiegen. Ob das für alle Seen und Flüsse zutrifft, ist mir freilich nicht so ganz klar. In den Schweizer Seen scheinen mir doch ziemlich viele Holoplanktonten vorzukommen und BOLOCHZEW gibt solche auch für die langsam fließende Wolga in erheblicher Zahl an.

Die erwähnten Angaben sind natürlich nicht die einzig vorhandenen, allein es erscheint mir weder möglich noch nötig, hier alle zu erwähnen.

Es wäre aber durchaus einseitig, wollte man Wellenschlag und Strömung in ihrer Wirkung auf die Algen nur als mechanische Momente betrachten, es kommt für die Beurteilung dieser Faktoren noch etwas anderes wesentlich hinzu, nämlich die Zufuhr von Nährmaterial im weitesten Sinne und die Abfuhr störender Substanzen. In stagnierenden Wässern mag häufig ein angemessener Vorrat an Salzen und gelösten Gasen gegeben sein, immer ist das aber kaum der Fall, und sicher ist auch, daß störende Substanzen, Fäulnisgase usw. sich dort überall bemerkbar machen. Strömung und Wellen schaffen letztere fort, bringen reines gleichsam ungebrauchtes Wasser herbei, und liefern so in fast unendlicher Menge die in ihm gelösten Körper, nicht zuletzt die Gase und speziell den Sauerstoff. Zu einer Sauerstofffrage aber wird die Frage nach der Wasserbewegung besonders für die »Spritzalgen« und die Brunnen- wie Bachalgen. Bei ihnen handelt es sich vielfach wohl nicht in erster Linie um mechanische Dinge, sondern um Zufuhr eines mit Sauerstoff beladenen Wassers. Doch liegen trotz mancher Angaben bei KLEBS u. a. wirklich entscheidende Versuche nicht vor.

Daß Strömungen auch einen Ausgleich der Temperatur usw. bedingen,

mag noch zum Schluß bemerkt und darauf hingewiesen sein, daß die Algenvegetation Spitzbergens und Novaja Semljas offenbar in diesem Sinne vom Golfstrom beeinflußt wird.

In nordischen Regionen wird die Bewegung des »Wassers in fester Form« nicht verfehlen ihren Einfluß auf die Algenvegetation geltend zu machen. Agardh, Kjellman, Rosenvinge, Reinke, Svedelius und viele andere berichten denn auch, daß Eisschollen und Blöcke, welche in der Litoralregion durch Wind oder Strömung an die Küsten getrieben werden, dort vermöge der Reibung eine mehr oder weniger saubere Polierarbeit besorgen.

Von dieser werden die großen, perennierenden Tange in erster Linie betroffen werden, weniger andere Formen, die sich über Winter im ein- oder wenigzelligen Dauerstadium befinden.

Wenn nun auch im Sommer, zumal in mäßig kalten Regionen, die durch Eis gesäuberten Felsen und sonstigen Substrate neubesiedelt werden, so bedeutet die Eiswirkung trotzdem eine Schädigung der Tangvegetation; und Kjellman sucht z. B. die nachweislichen Unterschiede in der Algenflora Spitzbergens, Norwegens und Bohusläns aus Eiswirkungen wenigstens teilweise zu erklären. Die norwegischen Küsten bleiben bekanntlich durch Golfstromwirkungen im Winter fast oder ganz eisfrei, während man das von denen Spitzbergens nicht behaupten kann.

Die Strömungen sind aber natürlich nicht allein befähigt, Algen von ihren Standorten in die hohe See hinaus zu führen, sie sorgen auch dafür, daß die losgelösten Teile wiederum an mehr oder minder entlegenen Orten gleichsam stranden. Das gilt für abgerissene Zweige ebenso gut, wie für die freiwillig ausgestoßenen Fortpflanzungszellen (Zoo-, Tetrasporen, Zygoten usw.). Sie alle wachsen aus, wenn sie an günstige Orte geführt werden, und schaffen so der einzelnen Art event. neue Wohnplätze.

Janse berichtet, daß abgerissene Caulerpa-Blätter im Golf von Neapel vertreiben, um an anderen Stellen festen Fuß zu fassen; ich selber bemerkte in der Elbmündung massenhaftes Antreiben und Festsetzen der Fucus-Zygoten, und jeder Algolog wird in seinem Gebiet die Beispiele vermehren können.

Neben diesem Hauptmittel der Verbreitung sind natürlich auch andere vorhanden, z. B. mögen Wasserkäfer Algenkeime mitschleppen (Migula), oder auch Wasservögel Teile der Algen an Füßen, Schnabel und Gefieder fortschaffen (Borge), aber man übersieht vorläufig kaum genau, in welchem Maße solche Faktoren wirksam sind.

3. Die Zusammensetzung des Mediums.

Was wir als Wasser schlechthin bezeichnen, ist, wie jedermann weiß und wie z. B. aus Roth's Geologie, aus Wanklyn u. a. zu entnehmen, ein sehr dehnbarer Begriff, weil man es stets und immer zu tun hat mit mehr oder weniger konzentrierten Lösungen anorganischer Salze. Organische Verbindungen kommen vorläufig kaum in Frage, mögen aber schon in stagnierenden Sümpfen, Torfwässern usw. gelegentlich eine Rolle spielen.

Soweit Nährsalze als solche gegeben sind, ist unser Thema schon auf S. 133 gestreift worden, hier fassen wir die Frage ins Auge: Wie weit

und inwiefern bestimmt der Unterschied zwischen Süß-, Brack- und Salzwasser die Verbreitung der Wassergewächse.

Über den Salzgehalt der Meere liegen zahlreiche Bestimmungen vor, alle Meeresexpeditionen haben solche vorgenommen. Ich verweise aber hier nur auf die S. 139 erwähnten Forscher, ferner auf Krümmel, Knudsen und Ostenfeld, Wandel und Ostenfeld, Hjort und Gran, wie auf Gran allein. Dieselben sind zur Orientierung mehr als genügend.

Der Salzgehalt der hohen See ist relativ konstant, das Mittelmeer, das Rote Meer, wohl auch andere warme Meeresabschnitte enthalten etwa 4% Salz, gelegentlich ein wenig mehr. In den Ozeanen, fern vom Lande, wurden meistens 3,5% gefunden, mochte man an der Oberfläche oder in der Tiefe schöpfen. Dasselbe gilt noch für die Mitte der Nordsee. Sobald wir uns aber dem Lande nähern, sinkt der Salzgehalt in dem Maße, als mehr oder weniger große Ströme einmünden, und das wird besonders dann auffallend, wenn diese sich in Meeresabschnitte ergießen, die nur durch enge Zufahrtsstraßen mit den Ozeanen verbunden sind.

Die Ostsee liegt uns als Beispiel am nächsten. Wir finden im Sund und in den Belten an der Oberfläche nur noch 1,5—1,9% Salz, bei Danzig 0,74% und bei Haparanda kaum 0,15% im Durchschnitt. Während aber, wie wir sahen, in den Ozeanen der Salzgehalt in allen Tiefen annähernd gleich ist, pflegt er in der Ostsee mit der Tiefe erheblich zu steigen, im Zusammenhang mit Strömungen und Schichtungen leichteren und schwereren Wassers, die sich wesentlich mit aus der Konfiguration des Bodens ergeben. Darüber belehren Ackermann, H. A. Meyer, Svedelius, die Berichte der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung deutscher Meere usw. Solche Ober- und Unterströmungen sind besonders in den Eingangspforten der Ostsee, dem Sund und den Belten, zu verzeichnen, sie kehren außerdem bekanntlich z. B. in den Dardanellen wieder.

Das Wasser der Ostsee bei Haparanda ist kein richtiges Meerwasser mehr, es gehört bereits zu den Brackwässern, die besonders an den Mündungen von Flüssen, in den Haffs usw., sich reichlich und in der verschiedenartigsten Zusammensetzung vorfinden, je nachdem man es mit größeren, kleineren oder kleinsten Wasserbehältern usw. zu tun hat. Immer liegen Gemenge von Süß- und Seewasser vor, die nicht bloß die chemischen Komponenten beider, sondern meist auch noch vielfache Verunreinigungen enthalten.

Vom Brackwasser führen uns dann alle Übergänge hinüber zu demjenigen der Bäche, Flüsse und Ströme, der Gräben, Kanäle und Altwässer, der Tümpel, Lachen, Pfützen, Hanf- und Torflöcher, der großen und kleinen Seen im Gebirge und in der Ebene. Ich hebe alle diese hervor, um darauf hinzuweisen, daß wir es zwar überall mit Süßwasser zu tun haben, aber doch mit Lösungen, die eminent verschieden sein müssen, je nach Gesteins- und Erdarten, welche das Wasser umgeben resp. dasselbe liefern. Zwar ist jedem der Unterschied geläufig zwischen kalkreichem Wasser aus entsprechenden Gebieten und dem kalkarmen, alkalireichen, das den Urgebirgen entströmt. Aber doch scheint mir bei der Beurteilung von Algenvorkommnissen auf solche Dinge, die zweifellos von Bedeutung sind, kein hinreichender Wert gelegt zu sein, erst neuerdings hat man angefangen, darauf etwas mehr zu achten.

Den beiden »Wassertypen« entsprechend unterscheiden wir dann naturgemäß zwei große biologische Gruppen: die Süßwasser- und die Meeresalgen. Die ersten werden repräsentiert hauptsächlich durch grüne, die

letzteren in erster Linie durch braune und rote Formen. Seen, Teiche und Flüsse beherbergen, wie man weiß, eine nennenswerte Zahl von phanerogamen Wassergewächsen aus den verschiedensten Gruppen, diese, nicht die Algen, bestimmen den Charakter der Süßwasservegetation, und nur gelegentlich finden sich stark in die Augen springende Rasen von Cladophoren, Watten von Spirogyren usw., oder auch reichlich entwickelte Enteromorphen, welche die Wasserfläche bedecken. Das meiste verkriecht sich unter den Phanerogamen. Das ist in der See anders. Abgesehen von unterseeischen Seegraswiesen im Norden, Posidonia- usw. -Beständen im Süden, abgesehen von Cymadocea, Halophila u. a. in den Tropen, kommen Phanerogamen im richtigen Seewasser nicht vor, hier dominieren weitaus braune oder rote Algen, und namentlich riesenhafte Exemplare der ersteren (Laminarien, Lessonien, Macrocystis usw.) bilden häufig ausgedehnte Bestände, den Charakter der unterseeischen Landschaft in arktischen und antarktischen Regionen bestimmend.

Fast selbstverständlich ist, wie schon angedeutet, daß die Scheidung der Chlorophyceen als Süßwasseralgen, der Phaeo- und Rhodophyceen als Meeresalgen, keine absolute sein kann. Grüne Algen sind in der See so zahlreich, daß Beispiele kaum angeführt zu werden brauchen, ich verweise nur darauf, daß speziell in den Siphoneen eine große Gruppe gegeben ist, deren Vertreter ganz bevorzugt dem Meere angehören. Phaeophyceen und Florideen im Süßwasser sind dagegen nicht übermäßig häufig.

Phaeophyceen im Süßwasser.

Die bekannteste Braunalge im Süßwasser ist Pleurocladia lacustris A. Braun, eine Ectocarpee, welche in norddeutschen Landseen (Holstein, Brandenburg) nicht selten ist. Klebahn und Wille haben darüber neuerdings berichtet. Außerdem wurde Lithoderma fluviatile von Areschoug im östlichen Schweden und Lithoderma fontanum von Flahault bei Montpellier, von de Toni bei Padua gefunden. Einige andere Angaben sind außerdem vorhanden, aber vorläufig ohne Belang.

Süßwasserflorideen.

Etwas reichlicher und verbreiteter sind Süßwasserflorideen. Jede Flora erwähnt Batrachospermum in stagnierenden und mäßig fließenden Gewässern, Lemanea in rasch bewegten Flüssen und Bächen der Berge. Auf Batrachospermum lebt Balbiania (Chantransia); ähnlich wie Lemanea gedeiht Hildenbrandtia und Bangia atropurpurea (Tscherning), schließlich auch Thorea ramosissima, über deren Verbreitung u. a. de Wildeman und Magnus berichteten.

Das sind Florideen gemäßigter Zonen. Zuerst in Bachwässern Guayanas fand Leprieure die von Montagne nach ihm genannte Caloglossa Leprieurii, welche später (Cramer, Goebel, Wright) auch in anderen Weltteilen zur Beobachtung kam. Ihr reiht sich an Caloglossa ogasawaraensis. Sie wurde von Okamura in Japan gefunden; mit ihr ist identisch Cal. zanzibariensis, die Goebel aus ostafrikanischen Bächen durch Stuhlmann erhielt. Ob auch Karsten's analog wachsende Cal. amboinensis und Cal. Beccarii Zan. (von Borneo) zu derselben Art gehören, ist mir noch zweifelhaft, sie sind ihr aber sehr ähnlich.

Leprieure wie auch Goebel u. a. haben an den Küsten Guayanas, Beccari an denen Borneos, im Brackwasser der Flußmündungen verschiedene Bostrychia-Arten (1,619) gefunden, welche meistens den Mangrovewurzeln angeheftet sind. Zu ihnen gesellt sich noch in der Regel Lomentaria impudica. Von jenen Bostrychia-Arten des Brackwassers ist nun eine (B. Moritziana) auch in Bergbächen von Guayana zu finden, eine andere lebt nach Beccari in den Stromschnellen des inneren Borneo, eine dritte

beobachtete Goebel in den Süßwässern Neu-Seelands, 500 m über dem Meere. Das alles scheint mir den Schluß zu rechtfertigen, den jene Forscher gezogen: Die Algen wanderten allmählich durch Brackwasser ins Bachwasser empor.

Ob ein solcher langsamer Modus des Wanderns auch für die oben aufgeführten Ectocarpeen angenommen werden muß, lasse ich dahingestellt. Wille hat darauf hingewiesen, daß sie in den Gewässern flacher Gegenden vorkommen, die noch in relativ späten Erdepochen von der See bedeckt waren. Vielleicht handelt es sich hier um Überbleibsel einer einst reicheren Flora, deren Glieder zu grunde gingen in dem Maße, als die ursprünglich salzigen Wasserbecken ausgesüßt wurden. Solche Vermutungen werden durch mancherlei Vorkommnisse an Lagunen usw. nahe gelegt. Es gibt nicht selten Wasserbecken, welche mit dem Meere nur noch durch eine enge Öffnung kommunizieren und bei relativ hohem Salzgehalt eine ziemlich reiche Algenflora besitzen. Schließt sich die Öffnung, so ergeben sich Verhältnisse wie sie u. a. Piccone für den inneren See der Insel Guanahani schildert. In diesem wachsen z. B. Dasycladus occidentalis Harv. und Acetabularia crenulata Lmrx., die natürlich vor Abschluß des Sees einwanderten. Falls er ausgesüßt wird, müssen diese Algen zu grunde gehen oder sich den veränderten Verhältnissen anpassen, wie es Pleurocladia lacustris wohl getan hat.

Die Caloglossa von Japan und von Zanzibar stimmen überein, die von Amboina usw. sehen jenen so ähnlich, daß man unwillkürlich fragt, wie es mit ihrer Abstammung stehe. Goebel macht denn auch darauf aufmerksam, daß sie sehr wohl von einer und derselben weit verbreiteten marinen Spezies abstammen können. Auch ich glaube das, und möchte noch darauf hinweisen, daß fast alle Formen, welche große Bezirke besiedeln, sehr anpassungsfähig sind und somit am leichtesten Anlaß zu den in Rede stehenden Varietäten- oder Artbildungen geben können. Ob diese Ausgangsformen noch nachweisbar sind, ist eine Frage, welche vorläufig nicht beantwortet werden kann.

Gelingt es so, einigermaßen wahrscheinlich zu machen, daß alle heute lebenden Phaeosporeen und Florideen ursprünglich dem Meere angehören, so läßt sich die entsprechende Frage für die grünen Algen vorläufig kaum befriedigend beantworten.

Volvocineen und Conjugaten treten ebenso spärlich in der See auf, wie das Heer der Protococcaceen und Palmellaceen. Im Gegensatz hierzu finden wir im bunten Wechsel Ulotrichaceen, Chaetophoreen, Cladophoreen, Ulvaceen bald im süßen, bald im Seewasser. Aber sofort fällt auch auf, daß alle Ulotrichales des Meeres isogam sind; die oogamen Familien gedeihen nur im Süßwasser. Wenigstens kenne ich weder ein Oedogonium oder eine Bulbochaete, noch eine Cylindrocapsa oder Sphaeroplea, noch eine Coleochaete im reinen Seewasser.

Ganz analog liegen die Verhältnisse bei den Siphoneen: isogame oder annähernd isogame Familien in reichster Entfaltung und Ausgestaltung der Formen in der See, die oogamen Vaucherien ganz vorzugsweise im Süßwasser.

Was man sich bei diesen und ähnlichen Erscheinungen zu denken habe, ist nicht ohne weiteres zu sagen. Man wird Wanderungen und Rückwanderungen, vielleicht wiederholte, annehmen müssen und aus solchen vielleicht erklären können, warum im Gegensatz zu dieser Regel einige wenige Vaucheria-Arten aus der Piloboloidesgruppe in der See gefunden werden. Man wird vielleicht auch auf das Verhältnis von Fluß- und See-

fischen aufmerksam machen können, das ebenfalls des Unklaren gerade in dieser Richtung noch viel bietet.

Wanderungen der grünen Algen aber aus einem Medium in das andere sind jedenfalls leichter verständlich als diejenigen der braunen und roten; denn erstere sind weit weniger empfindlich als letztere, wie das aus Kulturversuchen und ebenfalls aus der Beobachtung im Freien hervorgeht: Chlorophyceen gedeihen z. B. noch in verunreinigten Häfen, welche die Florideen längst fliehen.

Immerhin bleibt, wie mir scheint, das Verhalten isogamer und oogamer Formen beachtenswert. Vielleicht gestattet ein vermehrtes pflanzengeographisches Material ein besseres Urteil auch darüber, wie man sich im einzelnen die Orts- und Formveränderungen zu denken hat, welche zur Bildung der höheren — also auch wohl jüngeren oogamen Familien führten.

Salzgehaltsunterschiede.

Die skizzierten Wanderungen werden verständlicher, wenn wir uns einmal die Verteilung der Algen in Wässern verschiedener Konzentration ansehen. Da ist denn seit langer Zeit bekannt, daß die salzreichen Meeresabschnitte ceteris paribus auch algenreicher sind, als die salzärmeren. Das zeigt sich überall und läßt sich besonders an der Ostsee demonstrieren. Die westlichen Regionen des mare balticum sind ziemlich reich an Algen, z. B. die Gebiete um Kiel; von dort aus nimmt aber die Zahl der marinen Arten gegen Osten hin ab, und in den äußersten Zipfeln des bottnischen wie finnischen Meerbusens, z. B. bei Haparanda, sind deren nur noch wenige zu finden. Statt dessen schieben sich hier Süßwasserpflanzen mehr oder weniger weit vor und durchdringen die spärlichen Bestände von Meeresalgen. Die Dinge gehen mit dem Salzgehalt (S. 174) völlig parallel. Darüber geben Reinke, Lakowitz, Gobi, Krok, Svedelius, Batalin (und Schütt für das Plankton eingehend Auskunft. Sie bezeugen auch, daß in der Ostsee nur ausnahmsweise besondere Arten auftreten: die meisten sind die nämlichen wie in der Nordsee, aus welcher sie offenbar eingewandert sind.

Übersichtlicher gestaltet sich dieselbe Sache in Wässern, in welchen sich die Abstufung der Konzentrationen auf einem kleinen Raum (von wenigen Quadratkilometern) vollzieht. Solche Verhältnisse liegen besonders in großen und kleinen Haffs vor und sind z. B. in dem mir persönlich bekannten Breitling (s. a. Porter) bei Warnemünde gegeben, in welchem sich die Komponenten der marinen und Süßwasserflora ganz auffallend durchdringen. Dort gedeihen neben einander Phragmites communis und Fucus vesiculosus; Potamogeton pectinatus trägt Ectocarpus-Arten, Myriophyllum spicatum ist besetzt mit Polysiphonia violacea. Dazwischen hängen gelegentlich Spirogyren; und Charen bedecken oft weite Strecken. Das alles bei einem Salzgehalt von 0,5%! Flußaufwärts verlieren sich die marinen Algen ganz allmählich, und gegen die See zu schwinden natürlich die Phanerogamen außer der Zostera, die sich ja an den verschiedensten Orten zwischen die Meeresalgen eingezwängt hat (s. oben).

Relativ unempfindlich gegen Abnahme des Salzgehaltes sind in den nördlichen Gebieten Ceramien, Polysiphonien, Porphyra, Fucus, Ectocarpus und besonders Ulven, Enteromorphen, Cladophoren usw. Sie sind es, welche mehr oder weniger reichlich in der Ostsee bis Haparanda hinaufgehen und auch entsprechend in die Haffe usw. emporsteigen. Ähnliches gibt auch Gomont für die Küsten der »Seine inférieure« an. Dort treten, vermöge eigenartiger Bodenbeschaffenheit, Bäche und Quellen mit Süßwasser unter dem Meeresniveau aus. Wo dann Süß- und Seewasser sich

mengen, werden viele Algen verdrängt, es bleiben im wesentlichen die soeben erwähnten übrig.

Natürlich kann eine ähnliche Durchdringung heterogener Florenelemente auf dem ganzen Erdball vollzogen werden, wo Flüsse oder Bäche sich in das Meer ergießen, und so finden sich auch in vielen Algenverzeichnissen nördlicher und südlicher Regionen Andeutungen über solche Vorgänge, die wir aber nicht im einzelnen zu besprechen brauchen, weil sie prinzipiell Neues nicht enthalten. Ich erwähne nur, daß gelegentlich noch in der Jetztzeit das Zusammentreffen von Meeresalgen mit Süßwasserformen zur Beobachtung kommt. So konnten Reinke und Darbishire das Vordringen von Enteromorpha clathrata, Chaetomorpha Linum u. a., sowie von Ectocarpus siliculosus in den Nordostseekanal verfolgen, in welchem im übrigen die normale Vegetation süßer Wässer vorhanden sein dürfte.

Durch Regionen wie die geschilderten muß sich nun überall die Wanderung von Meeresalgen in die Flüsse usw. vollzogen haben; und man sieht, daß bei der allmählichen Abstufung des Salzgehaltes an jenen Orten eine solche nicht sehr schwer fallen konnte.

Ein Salzgehalt von 0,5%, wie wir ihn oben erwähnten, stellt aber nicht die Grenze für die besprochenen Erscheinungen dar, vielmehr ertragen Süßwasserphanerogamen bis zu 1% Salz, andererseits wächst Ectocarpus siliculosus und E. confervoides noch gut bei 0,3%, und das von Porter entdeckte Streblonema fluviatile ist fast eine Süßwasseralge.

Kann man nach dem Gesagten überhaupt eine untere Salzgrenze für die Meeresalgen annehmen, so muß dieselbe bei 0,2—0,3% liegen; die optimale Konzentration würden wir dann bei 3—4% Salz ansetzen, da, wie erwähnt, in den Ozeanen sich die Meeresalgen am üppigsten entwickeln. Wie weit sie über das Optimum im natürlichen Verlauf der Dinge hinauszugehen vermögen, läßt sich nicht sagen. Bekannt ist, daß in Lagunen usw. wärmerer Meere, die einen höheren Salzgehalt haben, immer noch Algen sehr wohl gedeihen können, und die Reisenden erwähnen grüne Organismen (Chlamydomonas) aus den Salzseen und Salinen Nordamerikas, Rußlands, Asiens. O. Müller beschreibt Diatomeen von gleichen Standorten. Wie groß der Salzgehalt solcher Lokalitäten ist, vermag ich nicht nach Wunsch anzugeben, mir steht nicht genügend Literatur zur Verfügung (s. u. a. Natterer und Cohn).

In Kulturen wurden besonders grüne Algen, die ja relativ unempfindlich sind, oft in recht konzentrierten Salzlösungen beobachtet. Stange zog Chlamydomonas marina in einer 23% haltenden Sole und Pleurococcus spec. in 12% Salpeterlösung. Wyplel gelang mit Pleurococcus ähnliches, während sich ihm Spirogyren und Vaucherien empfindlicher erwiesen. A. Richter glückte es, verschiedene grüne Süßwasserformen in mehr oder weniger konz. Salzlösung zu erziehen, und in den Versuchen von Famintzin, Klebs u. a. gelangten auch vielfach mit Erfolg konzentrierte Lösungen verschiedener Salze auf mannigfache Grünalgen zur Einwirkung.

Lehrreich sind dann noch die Versuche von Drews: Enteromorpha, Ulva, Chaetomorpha in höheren Konzentrationen zu erziehen, gelang unschwer, mit Florideen dagegen glückten die Versuche nicht oder nur in geringem Umfange. Wenn daran auch zum Teil die Versuchsanordnung und die allgemeine »Empfindlichkeit« der Florideen schuld sein mag, so stimmen diese Erfahrungen doch auch wieder mit dem überein, was man im Freien beobachtet.

Aus den Versuchen von Richter und Drews ergibt sich aber noch weiter, daß die Algen jene hohen Konzentrationen keineswegs dauernd ertragen.

Enteromorpha vertrug 13% Salz, gedieh aber dauernd nur in 7,5%, Ulva vertrug 10%, wuchs in 6,5% usw. Das scheint mir Erwähnung zu verdienen, weil an der unteren Grenze zulässiger Konzentration sich gleiches abspielt.

Das von PORTER studierte Brackwassergebiet bei Warnemünde hat im Sommer etwa 0,5% Salz, im Winter wird es fast ausgesüßt. Man muß danach annehmen, daß die Algen, welche dort im Sommer gut wachsen, sich im Winter mit dem sehr verdünnten Seewasser behelfen können, ebenso wie die DREWS'sche Enteromorpha sich zeitweilig mit hohem Salzgehalt abfindet.

Ganz ähnliches haben andere Forscher bemerkt, z. B. macht NOLL darauf aufmerksam, daß die Bangien der supralitoralen Zone oft tagelang frei an der Luft liegen und während dieser Zeit gelegentlich Regenströme über sich ergehen lassen, ohne Schaden zu nehmen. GRAN berichtet einiges über Diatomeen der Polarmeere. Diese setzen sich häufig in ziemlicher Menge an der Unterseite jungen Eises fest. Verdickt sich dasselbe, so werden sie von unten her eingeschlossen und überdauern so den langen Winter. Im Frühling taut das Eis auf der Oberseite ab, die Diatomeen liegen nun frei auf demselben oder meist in kleinen Löchern, die fast süßes Wasser enthalten. In diesem leben sie und gelangen erst nach vollendeter Eisschmelze wieder in die See.

Solche Erfahrungen sind natürlich nicht ohne Bedeutung für die Frage nach Wanderung und Verbreitung der Algen.

Nach allem gibt es ein Minimum, Optimum und Maximum des Salzgehaltes für jede Algenspezies. Man kann nun ganz zweckmäßig stenohalin jene Formen nennen, bei welchen Minimum und Maximum dem Optimum sehr nahe rücken, während als euryhalin Arten zu bezeichnen wären, bei welchen die Kardinalpunkte weit aus einander rücken. MÖBIUS führte diese Bezeichnung für Tiere ein, indem er darauf hinwies, daß den ersten ein enges, den zweiten ein weites Verbreitungsgebiet zukomme.

Man kann aber auch in Anlehnung an einen bekannten Sprachgebrauch von obligaten und fakultativen Meeresalgen resp. von obligaten und fakultativen Süßwasserpflanzen reden.

Alle diese Dinge aber sind spezielle Fälle einer in fast allen Gruppen des Pflanzenreiches vorkommenden Erscheinung, darauf hat PFEFFER hin- *Turgor.*
gewiesen. Fast jedes Bakterium, fast jeder Pilz erfordert oder verträgt doch gewisse oft ziemlich hohe Konzentrationen der Nährflüssigkeit, und bei den Phanerogamen kehrt ähnliches wieder, wie ein Vergleich der gemeinen Landpflanzen mit den Halophyten ohne weiteres lehrt. Was uns auffällt, ist nur, daß sich eine so große Zahl von Organismen an die gleiche Lösung, die wir Meerwasser nennen, annähernd gleichmäßig angepaßt hat, und man möchte ergründen, was es mit dem Leben in der so gearteten Nährlösung auf sich habe, die uns hier speziell interessiert.

Klar ist, daß das Meerwasser alle Nährstoffe enthalten muß, welche auch dem Süßwasser zukommen und welche für die Algen unerläßlich sind; aber die Salze sind im Seewasser in Quantitäten gegeben, deren Notwendigkeit für den Ernährungsprozeß als solchen nicht einleuchten will, wenn man weiß, wie leicht die Pflanzen aus ganz verdünnten Substraten noch Nahrung zu ziehen vermögen. Die Bedenken steigen angesichts der Tatsache, daß von den 3,5% anorganischer Verbindungen, welche die Meere zu bergen pflegen, 2,7% Chlornatrium sind, d. h. daß 78% der gesamten Salzmenge im Meer durch Kochsalz repräsentiert wird.

Die Physiologie belehrt uns weiter darüber, daß weder das Chlor noch das Natrium für die Pflanzen unerläßlich und höchstens in geringer Menge

nützlich sind; bei PFEFFER aufgeführte Versuche von verschiedenen Autoren zeigen sogar, daß Natrium von typischen Strandpflanzen nicht gefordert wird.

Durch diese und ähnliche Erwägungen wird die uns beschäftigende Frage wenigstens in erster Linie — mögliche Nebenwirkungen können hier beiseite bleiben — zu einer physikalischen gestempelt. Dem hat REINKE wohl aus theoretischen Erwägungen heraus zuerst Ausdruck gegeben, und ich habe ihm auf Grund meiner Untersuchungen zugestimmt. Die Meeresalgen werden damit vergleichbar einer großen Zahl von Landpflanzen, welche an Lehm-, Sand- oder Moorboden, an bestimmte Gesteine usw. nicht bloß gebunden sind wegen der chemischen Beschaffenheit derselben, sondern auf Grund physikalischer Eigenschaften, an welche sie sich anpaßten. Manche Erfahrungen bei der Kultur von Bakterien und Pilzen dürften ähnlich zu deuten sein; sicher gilt das für Eurotium repens, welches sich nach KLEBS nur in konzentrierten Zuckerlösungen gut entwickelt. KLEBS schloß ganz wie ich früher bezüglich der Meeresalgen, daß nicht der gesamte Zucker als Nährmaterial erfordert werde und bewies das, indem er den Pilz in einer Salpeter-, Kochsalz- usw.-Lösung zum Wachsen brachte, denen die Nährsubstanzen nur in der für andere Pflanzen üblichen Konzentration zugefügt waren.

Ich habe früher analoge Versuche angestellt, indem ich Meeresalgen in Salpeterlösungen usw. brachte, die mit Seewasser isosmotisch waren. Die Experimente schlugen fehl, doch war ersichtlich, daß Nebenumstände eine sehr rasche Tötung herbeigeführt hatten. NATHANSOHN konnte Codium wenigstens einige Tage in $NaNO_3$ halten, und deshalb beweisen meine Mißerfolge nichts gegen unsere Auffassung; dafür aber sprechen die Angaben von DREWS, welcher fand, daß an Stelle des NaCl in die Zellen von Enteromorpha reichlich Bromkalium eintreten kann. Gestützt wird die vorgetragene Meinung ferner durch eine große Zahl euryhaliner Algen, denen es ganz gleichgültig ist, ob sie in Wasser von 4% oder von 0,3% leben, d. h. sie sind unempfindlich gegen eine Herabsetzung des Salzes auf mehr als $^1/_{10}$ des ursprünglich notwendig erscheinenden. Ich erinnere nur an die bereits S. 178 erwähnten Ectocarpus-Arten, die fast überall vorkommen, sowohl im stark salzhaltigen als auch im Brackwasser, und weise auf Fucus vesiculosus hin, der in meinen Kulturen noch bei einem Salzgehalt von 0,25% austrieb. Für das gleiche spricht auch eine Angabe bei BÜTSCHLI, daß dieselbe Peridineen-Art im Süß- und Salzwasser lebt.

Wir können also wohl wiederholen, was schon oben gesagt wurde: die weitaus größte Menge des Salzes der Ozeane ist für die Ernährung auch der stenohalinen Arten unnötig, und der diesem Ziel dienende Stoffumsatz vollzieht sich ohne diese und völlig unabhängig von demselben (Vergl. S. 132).

Entsprechend dem, was ESCHENHAGEN u. a. an Pilzen wahrnahmen, welche in konzentrierten Lösungen wuchsen, muß die Salzlösung des Meeres aber ganz erheblich auf den Turgor der einzelnen Zellen und Gewebe einwirken. Nachdem PFEFFER bereits auf diese Dinge hingewiesen, hat DREWS sie etwas eingehender studiert. Nach ihm hat jede Zelle einer Süßwasseralge ebenso wie die Zelle einer beliebigen Landpflanze einen annähernd konstant bleibenden Turgor, den man Überdruck, besser wohl Eigendruck nennen kann. Dieser Eigendruck beträgt bei Enteromorpha etwa 18, bei Spirogyra 4, bei Melosira 5 Atmosphären.

Bringt man solche Algen in Lösungen von etwa 3% NaCl, so bleibt der Eigendruck annähernd konstant, der gesamte Turgor der Zelle wird

aber um etwa 15 Atmosphären erhöht, d. h. um so viel, als die osmotische Leistung des umgebenden Mediums ausmacht. Man kann nun von einem Innendruck reden, der sich aus zwei Komponenten zusammensetzt, dem Eigendruck und dem Außendruck.

Der Eigendruck verdankt nach Drews Substanzen seinen Ursprung, welche von langer Hand her in die Zelle aufgenommen, vielleicht auch in dieser produziert wurden; sie sind nicht bekannt. Der Außendruck aber resultiert aus Salzen, welche in die Zelle ad hoc aufgenommen werden. Bei Einführung in eine NaCl-Lösung nehmen demnach Enteromorphen, Diatomeen, Ectocarpeen usw. solches direkt auf. Drews konnte die Permeabilität des Plasmas jener Algen für dieses Salz direkt nachweisen, und Nathanson hat später für Codium tomentosum nicht bloß das Eindringen von Chloriden, sondern auch von Nitraten behauptet, nachdem schon vorher Janse einen Eintritt von Chlornatrium in Spirogyra und Chaetomorpha wahrgenommen hatte. Auch Wille zeigte neuerdings, daß Laminarien, welche an salzreichen Orten wachsen, mehr Asche aufweisen, als solche an salzarmen.

Gehen Salze in die Zellen zwecks Regulierung des Überdruckes ein, so werden sie auch austreten, wenn die Konzentration des Außenmediums sinkt, und tatsächlich konnten Drews wie Nathansohn auch den Austritt jener Salze unter den gegebenen Umständen mehr oder weniger wahrscheinlich machen. Quinton endlich erbrachte den analogen Nachweis an Aalen, welche er verschiedenen Salzlösungen entnahm.

Diese Regulierungsprozesse spielen sich sehr rasch ab, schon nach einer Stunde ist häufig vermöge Aufnahme oder Abgabe von Salzen ein annähernder Ausgleich erzielt, wenn auch nach Ablauf dieser Zeit noch mancherlei Veränderungen vorgehen und mancherlei Komplikationen eintreten können.

Schon aus dem oben Gesagten folgt, daß der Innendruck bei manchen Meeresalgen erhebliche Höhe erreichen kann, und es mag noch hinzugefügt werden, daß nach Noll die Zellwände der Derbesia stark zusammenschnurren, wenn man den Turgor durch Zerschneiden der Schläuche aufhebt. Ferner konnte Drews Enteromorpha und Ulva in 10 Stunden von 0 auf 5 % NaCl bringen und dadurch allein den Außendruck auf ca. 25 Atmosphären steigern; bei Melosira ließ sich binnen 18 Stunden ein Druck von 52 Atmosphären erzielen.

Diese Erfahrungen erinnern an das, was Alfr. Fischer, zum Teil auch Eschenhagen bei Bakterien und Pilzen fanden, stimmen jedoch nicht ganz überein mit dem, was Janse über Chaetomorpha, Spirogyra usw. berichtet, und mit dem, was A. Meyer und Ad. Hansen über Valonia angeben. Der Zellsaft dieser Alge soll nach Arthur Meyer nur $^2/_3$ des Salpeterwertes vom Meerwasser besitzen, auch aus Hansen's Angaben scheint hervorzugehen, daß die osmotische Leistung des Valonia-Saftes nicht über diejenige des Meerwassers hinausgeht, und ferner enthält nach jenen Autoren dieser letztere viel mehr KCl als NaCl, so daß von einer Massenaufnahme des letzteren kaum die Rede sein dürfte.

Wie sich diese scheinbaren oder wirklichen Widersprüche lösen, muß die Zukunft lehren. Die Fragen sind nicht bloß allgemein physiologisch von hoher Bedeutung, sondern sie sind wohl auch imstande, ein Licht auf die Ursachen der Algenverbreitung zu werfen.

Denn unter den Ursachen, welche gewissen Algen den Eintritt in das Seewasser verwehren, andere umgekehrt an einem Übergang in das süße Wasser verhindern, muß die Fähigkeit der Turgorregulierung eine erheb-

liche Rolle spielen, also auch wohl die Möglichkeit der Salzaufnahme und Abgabe. Eine solche könnte zahlreichen Tangen des konzentrierten Meerwassers ebenso fehlen wie den Süßwasseralgen, und besonders von denen erworben sein, welche im Brackwasser leben, d. h. an Orten, an welchen vermöge Ebbe und Flut oder vermöge anderer Strömungen ein ständiger, oft stündlicher Wechsel des Salzgehaltes herrscht. Die Enteromorphen, Ulven, Chaetomorphen, Cladophoren, Ectocarpen und Melosiren, welche Drews untersuchte, sind nun tatsächlich Formen, welche im Brackwasser ebenso gut gedeihen wie im Seewasser; es sind das auch größtenteils diejenigen, welche ich und dann Porter an Orten sammelten (denen sie auch Drews entnahm), an welchen ein erheblicher und rascher Wechsel des Salzgehaltes sich ständig vollzieht, z. B. im Ausfluß der Warnow bei Warnemünde, wo bald Brackwasser austritt, bald Seewasser einläuft, und wo bei einem Salzgehalt, der 1 % niemals übersteigt, meistens aber um 0,5—0,6 % herum liegt, ein Wechsel von 0,3—0,4 % in 6—10 Stunden häufig ist.

Das Vorkommen jener Algen an diesen Orten ist aus der von Drews nachgewiesenen raschen Salzaufnahme sofort verständlich.

Ich hatte nun aber gezeigt, daß an jenen Orten viele Formen fehlen, welche im ruhigeren und weniger veränderten Wasser auch dann wohl gedeihen, wenn der Salzgehalt geringer ist als an den strömungsreichen Stätten, und ich hatte die Frage gestellt: Wie erklärt sich das Fehlen dieser Algen? Auf Grund der in der Natur angetroffenen Verhältnisse und auf Grund einiger Experimente glaubte ich annehmen zu sollen, daß Fucus, Polysiphonia, Chorda usw., die den wechselreichen Plätzen fehlen, gegen rasche Konzentrationsänderungen weit empfindlicher seien, als Enteromorpha und Genossen. Das wäre mit den Drews'schen Erfahrungen wohl vereinbar.

Tatsächlich zeigt sich bei Polysiphonia nigrescens eine Verlangsamung des Wachstums, wenn man sie abwechselnd in schwache und konzentrierte Lösungen bringt, ebenso wie auch Stange das für Wurzeln nachwies. Ferner berichtet de Vries, daß Spirogyren eine langsame Überführung in Salpeterlösung vertragen, eine rasche nicht, und ähnliche Erfahrungen liegen aus mancherlei Kulturen vor. Auch Karsten fand gewisse Diatomeen (Nitzschien, Pleurosigmen) gegen Konzentrationsänderungen ungemein empfindlich, und Quinton endlich berichtet, daß Aale einen rapiden Salzwechsel nicht vertragen, obwohl sie ja einen langsamen Wechsel des Mediums anstandslos überstehen.

Allein abgesehen davon, daß letztgenannte Versuche noch mancherlei Bedenken wachrufen, zeigten erneute Versuche mit Fucus vesiculosus, der den ausgeprägten Strömungsgebieten der Warnow fehlt, daß ein täglich recht erheblicher Konzentrationswechsel das Wachstum nicht wesentlich hemmt, und deshalb kann ich in den Konzentrationsänderungen nicht mehr in dem Umfange wie früher den Grund für das Fehlen von Algen an den gekennzeichneten Orten sehen. Es muß etwas anderes noch hinzukommen. Dies andere aber kenne ich nicht hinreichend. Unsauberkeiten usw., welche durch die Strömung herbeigeführt werden, mangelhafte Beschaffenheit des Bodens, Fäulnisprozesse usw. genügen auch nicht, um uns über die Schwierigkeiten hinwegzuhelfen; sie dürften aber zu den in Frage kommenden Nebenumständen hinzuzurechnen sein. Daß diese einen Einfluß ausüben, geht daraus hervor, daß sich z. B. Polysiphonia nigrescens in einem Brackwasser von 0,4 % kultivieren ließ, in welchem sie normalerweise im Freien nicht mehr gedeiht.

Ich hatte seinerzeit die angegebenen Untersuchungen angestellt, um Aufschlüsse über das Wandern der Algen aus dem salzigen in das süße

Wasser resp. umgekehrt zu gewinnen, denn auffallend ist und bleibt, daß unverkennbar eine solche Wanderung nur selten und ausnahmsweise erfolgt ist oder gar noch erfolgt. Die Gründe dafür sind nicht recht ersichtlich, um so weniger, wenn man die Überzeugung gewonnen hat, daß hier in erster Linie der Turgor eine Rolle spielt.

Anhang.

Giftwirkungen.

Fast unvermeidlich kamen Spirogyren und daneben auch einige andere Algen, z. B. Diatomeen, zur Anwendung, wenn es sich um das Studium der Giftwirkungen an pflanzlichen Organismen handelte. Spezielle Eigentümlichkeiten der Algen sind dabei aber bislang nicht zum Vorschein gekommen. Deshalb dürfte es genügen, kurz auf die Erscheinungen hinzuweisen.

Auf die möglichen und auf die realiter vorhandenen chemischen Wechselwirkungen, welche zwischen dem Plasma einerseits und den angewandten Chemikalien andererseits auf Grund ihrer Konstitution existieren, gehe ich nicht näher ein; ich verweise auf Loew's u. a. Schriften, ohne mich mit deren Standpunkt allemal einverstanden erklären zu wollen. Zu beachten werden auch bei der Beurteilung solcher Fragen die Befunde an Bakterien und Pilzen sein, welche Benecke kürzlich zusammengestellt hat. Ähnliche Untersuchungen an Algenzellen würden event. wertvoll sein, weil sie gestatten, die Vorgänge im Plasma wenigstens halbwegs zu sehen, was bei den Bakterien kaum möglich sein dürfte.

Als Beispiel dafür, daß ein Element nicht in jeglicher Verbindung auf Algen giftig wirkt, erwähne ich die von Loew wohl zuerst konstatierte, von Molisch u. a. bestätigte Tatsache, daß arsenigsaures Kalium (K_3AsO_3) schon in Mengen von 0,005% das Wachstum hemmt und in nur wenig höheren Konzentrationen dieselben tötet. Dagegen wirkt arsensaures Kalium (K_3AsO_4) erst in Konzentrationen von 1—2% ein wenig hemmend. Die Wirkung desselben auf die Algen ist so gering, daß Bouilhac glaubte nachweisen zu können, daß das Arsen in dieser Form gegeben unter Umständen den Phosphor vertrete. Molisch zeigte, daß dies irrtümlich ist; aber aus den Angaben von Gautier ergibt sich doch eine Speicherung des Arsens, denn 100 g lufttrockener Fucus enthielt 0,082 bis 0,208 mg Arsen, und Cladophora, Spirogyra u. a. wiesen 0,008—0,040 mg des gleichen Elementes in 100 g lufttrockener Substanz auf.

Ebensowenig wie verschiedene Verbindungen desselben Elementes müssen analoge Verbindungen ähnlicher Grundstoffe gleich wirken, z. B. wies Th. Frank neuerdings darauf hin, daß Natrium- und Kaliumkarbonat nicht genau im gleichen Sinne tätig sind. Letztere hemmen das Wachstum von Chlamydomonaden leichter als die ersteren.

Im allgemeinen wirken natürlich starke Lösungen giftiger als schwächere und schließlich wird ein Grenzwert erreicht, unterhalb dessen die Wirkung ausbleibt. Dieser aber ist für differente Gifte und für die einzelnen Spezies eminent verschieden. Viele Farbstoffe wirken in konzentrierter Lösung giftig, in schwacher aber werden sie aufgenommen und gespeichert, z. B. Methylenblau, welches nach Pfeffer's Untersuchungen bei einer Verdünnung von 0,0008% und weniger von Spirogyren längere Zeit ertragen wird. Pfeffer weist aber auch darauf hin, daß Methylviolett, welches in einer Verdünnung von 1 : 10000000 kurze Zeit ertragen wird, späterhin doch schädigend wirkt, wenn die Zellen den

Farbstoff gespeichert haben. Plausibel ist es auch, wenn PFEFFER in analoger Weise die Oligodynamik NÄGELI's erklärt, die letzterer theoretisch etwas anders aufgefaßt hatte. NÄGELI zeigte bekanntlich, daß Metallsalze, besonders Kupfer, noch in sehr hohen Verdünnungen die Zellen der Spirogyren und anderer Algen töten. 1 Teil Cu auf 10 Mill. Teile Wasser ist noch wirksam, und es genügte schon das Einlegen einiger Kupferstücke in eine Spirogyrenkultur, um deren Tod herbeizuführen. Einzelheiten, z. B. über die Grenzen der oligodynamischen

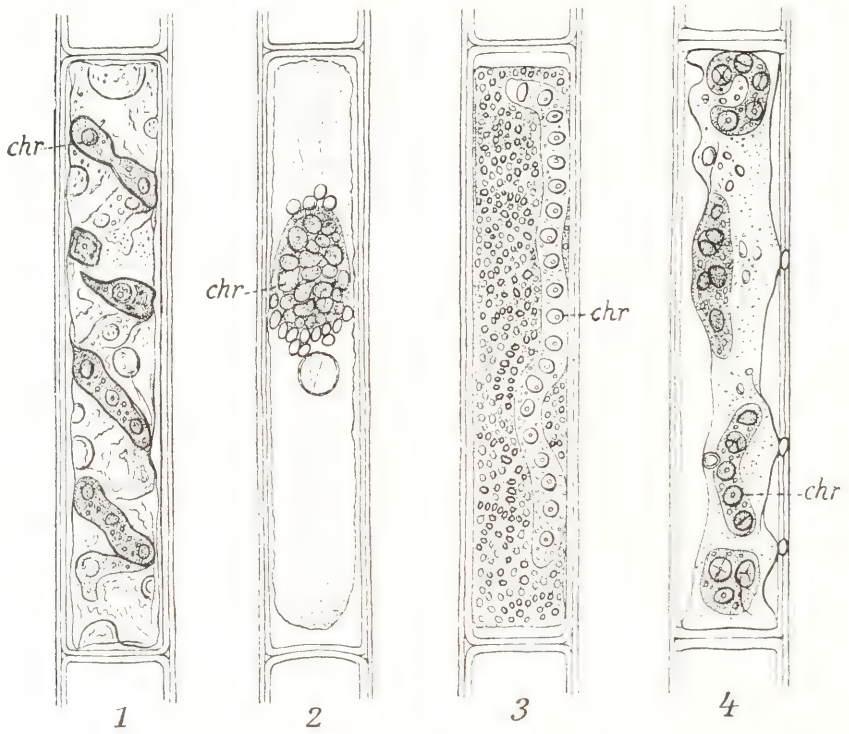


Fig. 522 n. RUMM. *Spirogyren*, vergiftet: *1* durch konzentr. Kupfersulfatlösung, *2* durch ganz verdünnte Kupferlösung (oligodynamisch), *3* durch Kalklösung, *4* durch konzentr. CuOH.

Wirkung usw., sind in NÄGELI's letztem Werk nachzusehen, wie auch bei ISRAEL und KLINGMANN. Die Beobachtungen sind von praktischer Bedeutung für die Algenkultur, denn das gewöhnliche destillierte Wasser wirkt auf Grund seines Cu-Gehaltes oligodynamisch (s. a. BOKORNY), und ebenso Wasser, welches lange in Leitungen mit Messinghähnen usw. gestanden oder kupferhaltige Rohre passiert hat. Dagegen ist das Wasser von Seen, Bächen und laufenden Brunnen unbedenklich, ebenso aus Glas in Glas destilliertes Wasser. Da in Glasgefäßen auch nach mehrfachem Ausspülen mit reinem Wasser Spuren Kupfers zurückbleiben (besonders wenn metallisches Kupfer darin war), wird von NÄGELI u. a. Auswaschen usw. mit Säuren empfohlen.

Wirken die Gifte verschieden energisch, so sind auch die sichtbaren Umlagerungen, welche in den Algenzellen durch sie hervorgerufen werden, selbstverständlich in den mannigfaltigsten Richtungen verschieden. Die als Fixierungsmittel in der mikroskopischen Technik verwendeten Gifte rufen sichtbare chemische Umsetzungen und morphologische Umlagerungen nicht hervor, sie sind

ja eigens für diesen Zweck ausprobiert. Andere aber führen solche herbei, und wenn wir uns z. B. an Spirogyren halten, so ergibt Kalkwasser nach Rumm nicht bloß eine Fällung in den Vakuolen, sondern auch eine Gerad- und Längsstreckung der Chlorophyllbänder (Fig. 522, *3*). Lehrreicher noch ist das Verhalten der Spirogyren Kupferverbindungen gegenüber; Kupfervitriollösung von 1% wirkt wie ein schlechtes Fixierungsmittel (Fig. 522, *1*), das Plasma zieht sich ein wenig zusammen, die Chloroplasten zerfallen häufig in mehrere Stücke, die aber annähernd ihre Lage beibehalten. Eine Brühe, welche Cuprohydroxyd in etwa 1% enthielt, gab das Bild (Fig. 522, *4*). Die Kontraktion des Plasmas ist ziemlich stark, die Chlorophyllbänder sind in mehrere Stücke zerrissen, auch treten mehr Granulationen usw. auf. Von diesem Bilde wieder stark abweichend sind die mit der Oligodynamik verknüpften Veränderungen (Fig. 522, *2*). In Kupferlösungen von z. B. 1 : 20000 löst sich das Chorophyllband vom Plasmaschlauche los, streckt sich gerade und krümmt sich wurmförmig zu einem Ballen ein, der annähernd das Zentrum der Zelle einnimmt. Der Kern liegt daneben, wird vielleicht auch, wenn mehrere Bänder vorhanden, in diese eingeschlossen. Der Plasmaschlauch, resp. ein Teil desselben, bleibt der Wand annähernd angelagert, der Turgor bleibt noch eine Zeitlang erhalten.

Nägeli und namentlich Rumm haben chemische und oligodynamische Vergiftungen von einander unterschieden. Das wäre wohl berechtigt, wenn die Oligodynamik etwas Besonderes wäre, wie Nägeli will. Notwendig ist das aber nicht, und die Dinge sind auch wohl aus einer langsamen Speicherung des Giftes verständlich, wie das Devaux betont, nach welchem Metalle (auch Blei) besonders in den Kernen und den Membranen fixiert werden sollen. Mit einer Speicherung müssen dann mancherlei Reaktionen an einzelnen Organen des Plasmakörpers zum Vorschein kommen, welche durch die rapide Einwirkung konzentrierter Giftlösungen keine Zeit finden, sich zu entfalten.

Das hat besonders auch Kolkwitz betont: nach ihm hängen die Veränderungen von der »Energie der Todesursache« ab.

Alle Vergiftungserscheinungen sind natürlich auch abhängig vom Alter der Zellen, von deren Ernährungszustand, von der Dicke und Beschaffenheit der Zellwand usw. Das ist wieder im wesentlichen bei Algen und anderen Pflanzen gleich, und damit sind wir einer Diskussion im einzelnen überhoben.

Natürlich sind noch häufig die Giftwirkungen anderer Substanzen auf Algen geprüft; ich übergehe das und verweise nur auf Arbeiten von Bokorny, Loew, Tsukamoto, Swingle, Pennington u. a.

Hier wäre vielleicht noch zu fragen, wie weit im natürlichen Verlauf der Ereignisse die Algen mit Giften in Berührung kommen und unter diesen leiden. Das wird überall dort der Fall sein, wo Abwässer von Fabriken in Bäche und Flüsse gelangen. Gibt es nun auch darüber eine ziemlich umfangreiche Literatur, so scheint mir dieselbe doch für rein wissenschaftliche Fragen so wenig zu bieten, daß ich hier auf die Erörterung verzichte. Ich erinnere nur noch an Schmutz- und Kloakenwässer, welche von großen Hafenstädten aus event. in die See gelangen. Sie beeinflussen unverkennbar die Flora. Berthold schildert z. B., wie die sauberen Florideen vor den Abwässern Neapels, die direkt in den Golf gelangen, zurückweichen, während freilich Ulva, Codium elongatum, Porphyra u. a. in ihnen auch an der unsauberen Sta. Lucia standhalten. Besonders Ulven, Enteromorphen u. a. sind es auch, welche in der Adria (Lorenz), in Nord- und Ostsee, wie auch in anderen Meeren die minder reinlichen Orte bewohnen und besonders noch an Stellen gedeihen, an welchen der muddige Grund zahlreiche Zersetzungsprodukte liefert. Freilich, ob man diese alle als Gifte ansprechen darf, ist mehr als zweifelhaft; trotzdem muß man betonen, daß sie wachstumshemmend wirken, und das genügt, um weniger empfindlichen Formen

das Übergewicht über die in dieser Richtung sensiblen zu verleihen. Moore und Kellermann machen noch darauf aufmerksam, daß man in Wasserläufen und Wasserbehältern verschiedener Art unter Umständen oligodynamische Wirkungen verwenden kann, um das Wuchern ungebetener Algen und Bakterien zu hemmen.

4. Die Temperatur.

Experimente, welche die Wirkungen von Wärme und Kälte auf Algen direkt feststellen sollten, liegen kaum vor, nur Molisch stellte Versuche über das Erfrieren einiger Tange an, welche im wesentlichen das für höhere Pflanzen bekannte Resultat ergaben. Man ist deshalb größtenteils auf gelegentliche Beobachtungen angewiesen.

In den Kulturen, die ja fast niemals in besonders großen Gefäßen angestellt werden, nehmen die Algen stets rasch die Zimmertemperatur an und folgen den Hebungen und Senkungen derselben ohne Schaden zu leiden. So erwärmte sich Fucus von 11° am Morgen auf 21,5° über Mittag, um abends wieder auf 13,5° abzukühlen. Auch Polysiphonia nigrescens ertrug 25° bei ziemlich rascher Erwärmung, und ähnliche Erfahrungen kann man leicht an Mittelmeeralgen in der Neapler Station machen.

Noch widerstandsfähiger gegen hohe Temperaturen müssen Nemalion, Bangia, Pelvetia usw., kurz die Algen der Spritzzone sein, welche zeitweilig von den direkten Sonnenstrahlen ebenso erwärmt werden, wie die epiphytischen Luftalgen der Tropen.

Relativ hohe Erwärmung müssen auch die Algen der Tümpel und Gräben, der Regenpfützen und Felslöcher über sich ergehen lassen; die kleinen Wasserquantitäten solcher Orte werden ja recht erheblich erwärmt, wenn die Sonne auf sie hernieder brennt, und diese wirkt natürlich noch mehr auf die Dauerstadien, welche nach dem Austrocknen solcher Lokalitäten übrig geblieben sind.

Eine Befähigung zum Ertragen besonders hoher Temperaturen kommt sodann den Algen warmer Quellen zu, über welche Cohn, Weed, Schnetzler, Hansgirg, Archer, Rein, Löwenstein berichtet haben, es handelt sich in erster Linie um Cyanophyceen, dann um Diatomeen und um Fadenalgen (»Confervaceen«). Nach Rein ertragen die letzteren 59°, die Diatomeen nach Schnetzler 54—60°, nach West sogar bis 94° usw. Konsequente Versuche liegen nur von Löwenstein vor, der nachwies, daß Mastigocladus (Cyanophycee) an den heißen Quellen bei ca. 50° lebt und wächst. Die Pflanze muß sich aber offenbar erst an diese Temperaturen gewöhnen, denn wenn die Pflänzchen längere Zeit in niederen Wärmegraden 5—8° oder bei »Zimmertemperatur« gehalten werden, sind sie nicht ohne weiteres mehr imstande, dauernd in hoher Wärme zu leben.

Fast alle anderen Angaben sind gelegentliche Beobachtungen, zum Teil ohne Kritik angestellt (z. B. von Archer).

Die Meeresalgen wie die Süßwasserformen ertragen zwar die erwähnten Temperaturen, aber es ist doch zweifelhaft, ob die Mehrzahl von ihnen an solche wirklich angepaßt ist und demnach in ihnen dauernd zu leben vermag. Mir scheint, die Hauptmasse der Algen ist auf relativ niedere Temperaturen gestimmt oder verträgt doch zum mindesten solche weit besser als die höheren.

Alle Kulturen lassen sich am besten bei niederer Temperatur anstellen, und wenn man einmal unsere Gräben, Bäche und Flüsse betrachtet, so sind es besonders die Frühlingszeiten, unmittelbar nach der Schnee- und Eisschmelze, in welchen zahlreiche Diatomeen ev. Desmidiaceen, dann Ulothrix, Vaucheria, Draparnaldien, Batrachospermen usw. auftauchen. Die Wassertemperaturen bewegen sich um diese Zeit meistens zwischen 0° und 5°, erst später steigen sie auf höhere Werte. Niedere Temperaturen (1—2°) hemmen nach Kraus u. a. die Schwärmerbildung bei Ulothrix nicht. Auch in der See gedeihen viele Algen in der kälteren Jahreszeit. In der Ostsee wie im Skagerrak usw. ist die von Kjellman als Furcellaria-Formation bezeichnete Gruppe von Algen während des November-Februar in vortrefflicher Entwickelung; während dieser Zeit sproßt bei einer Temperatur, die 4° sicher nicht übersteigt, z. B. Delesseria sanguinea in der üppigsten Weise s. Oltmanns[1]. Auch Porphyra nebst Dumontia wird nach Kjellman Ende Dezember und Anfang Januar im Skagerrak in guter Entwickelung angetroffen.

Unsere Seen und Tümpel, überhaupt die Kleinwässer, sind im Winter relativ arm an Algen, aber durchaus nicht tot (s. z. B. Lakowitz), denn man kann noch allerlei Formen unter dem Eise lebend hervorholen, wie das schon Cornu bezüglich des Hydrodictyon, des Haematococcus u. a. betont hat.

Viel eklatanter als bei uns sind Vorkommnisse in den Polarmeeren, in welchen das Wasser kaum jemals 0° übersteigt und meistens bis zum Gefrierpunkt des Seewassers (ca. 2°) hinabgeht.

In den Kanälen zwischen den Eisschollen leben und wachsen zahlreiche Diatomeen, und nicht wenige von ihnen frieren im Eise ein, um bei späterem Auftauen (S. 179) ihr Wachstum fortzusetzen. Sie ruhen im Eise als Sporen (Chaetoceras) oder als vegetative Zellen. Nicht viel anders verhalten sich die größeren Tange borealer Zonen; besonders Kjellman weist darauf hin, daß sich bei halbwegs konstanter Temperatur von etwa 2° unter Null an zahlreichen Orten eine üppige Algenvegetation entwickle und dauernd wachse. Vorübergehend halten diese Tange noch viel niedrigere Temperaturen aus, denn wenn ein Teil derselben bei Ebbe bloßliegt, sind sie Kältegraden von 20—30° ausgesetzt.

Nicht viel besser ergeht es den eigenartigen Algen der Firnfelder, die sowohl in polaren Regionen als auch in den Hochgebirgen wohl aller Kontinente den sogenannten roten Schnee hervorrufen, gelegentlich auch andere Färbungen bedingen, die Alpinisten und Polarfahrern lange bekannt sind. Berggren, Chodat, v. Lagerheim, Wittrock, Bolidt, Ray, Simony, Rostafinsky, Wille zählen etwa 50 Arten auf, unter welchen Chlamydomonaden die Hauptrolle spielen dürften. Sphaerella nivalis Sommerf. ist die häufigste, mit ihr wären nach Chodat's allerdings noch zu beweisender Meinung Lagerheim's Chlamydomonas asterosperma, Chl. nivalis usw. identisch. Zu ihnen gesellt sich häufig eine kleine Desmidiacee: Ancylonema Nordenskiöldii Berggr., ein Rhaphidium, kugelige Protococcoideen usw. Rhaphidium u. a. bleiben grün, Ancylonema hat einen intensiv blauvioletten Zellsaft, während die Chlamydomonaden ein ungeheures Quantum von Hämatochrom führen.

Soviel ich sehe, befindet sich Sphaerella gewöhnlich in einem unbeweglichen Stadium und kann sich auch in diesem vermehren, wie das bei der Gruppe ja nicht selten ist. Wenn aber der Schnee auch nur in Spuren schmilzt, werden die Zellen nach Chodat lebhaft im Schmelzwasser beweglich. Hohe Temperaturen ertragen sie nicht, schon bei + 4° wird die Bewegung sistiert.

Die Schneealgen können sicher bei kaltem, trockenem Wetter durch Wind verbreitet werden; wie sie aber ursprünglich auf das Eis gelangten, ist nicht klar, vielleicht leiten sie sich von Formen her, die einstmals in ähnlicher Weise einfroren oder einschneiten wie die polaren Diatomeen, deren wir S. 179 Erwähnung taten. Wie an verschiedenen Orten Florideen ins Süßwasser drangen, so können sehr wohl kleine Algen an den verschiedensten Orten selbständig auf den Schnee gewandert sein. Man braucht, wie auch Chodat betont, nicht anzunehmen, daß die nivalen Algen mit Gletschern überall hin gewandert sind.

Solchen Fällen gegenüber muß wohl noch auf Versuche Ewart's, Göppert's u. a. hingewiesen werden, in welchen sich gewisse Formen doch gegen Kälte empfindlich erwiesen, z. B. starben Spirogyra crassa u. a., als in einer Nacht die Temperatur des Kulturwassers von 20° auf 0° sank. Vaucheria sessilis, Cladophora, Nitella und Charen gingen bei —2 bis —5° zugrunde, Desmidien und Diatomeen bei —8 bis —10°, andere Diatomeen freilich waren widerstandsfähiger (Göppert, ebenso Protococcen, Scenedesmen u. a. Die Angaben beziehen sich auf vegetative, nicht auf Dauerzellen der angeführten Algen, aber sie bedürfen wohl noch einer Kontrolle und einer allseitigeren Durcharbeitung.

Wir haben in erster Linie von den Temperaturen geredet, welche die Algen ertragen. Leider ergibt sich aus solchen Beobachtungen und Befunden nur ein beschränkter Einblick in den Einfluß, welchen die Temperatur auf die Verteilung der Algen über den Erdball sowohl als auch über beschränkte Areale ausübt. Wir werden noch sehen, daß für solche Dinge das Licht von hervorragender Bedeutung ist, aber wir können auch schließen, daß neben diesem die Temperatur bestimmend eingreift; allein es ist heute kaum möglich, anzugeben, welchen Anteil das Licht, welchen die Temperatur an den Erscheinungen hat. Im allgemeinen treten, wie ich glaube, die Wirkungen des ersteren gegen die des letzteren zurück. Immerhin, wenn Laminariaceen, Fucus und viele andere Braunalgen die Tropenmeere fliehen, viele Florideen, Sargassen, Siphoneen u. a. aber diese aufsuchen und vor den kalten Wassern der Polarmeere sich zurückziehen, so spielt sicher die Abstimmung auf gewisse Temperaturen dabei eine Rolle, und wenn an den durch den Golfstrom erwärmten norwegischen Küsten eine andere Zusammensetzung der Flora gefunden wird als an den kalten Gestaden der Polarländer, so wirkt dabei ebenfalls, wie Kjellman zeigt, die Temperatur mit.

Auch im Plankton machen sich natürlich deren Wirkungen bemerkbar. Schütt wie Gran weisen darauf hin, daß kaltes nordisches und warmes tropisches Wasser eine ganz verschiedene Schwebeflora mit sich führen, die auch dort, wo die Strömungen sich berühren, nicht ohne weiteres dauernd in einander übergehen, obwohl dort ja in beiden Anteilen die Beleuchtung dieselbe ist, z. B. ist Phaeocystis Pouchetii eine für höhere Temperaturen ungemein empfindliche Kaltwasserform, während Phaeocystis globosa stets dem warmen Wasser angehört.

Soviel resp. so wenig von der Horizontalverbreitung über große Gebiete unter dem Einfluß der Wärme. Auf die Vertikalverteilung der Algen und auf ihre Verbreitung in beschränkten Regionen übt die Temperatur nicht immer einen entscheidenden, oft aber gar keinen Einfluß aus.

Im Mittelmeer beträgt die Temperatur in ca. 180 m Tiefe nach Roth konstant etwa 12,5°, in den oberen Regionen steigt sie nach Berthold von 8—10° im Januar-März, auf 25—27° im August, und in 40 m Tiefe schwankt sie (in der etwas kälteren Adria) zwischen 12° und 17,5°. Alle

diese Differenzen reichen aber nach Berthold nicht aus, um einen wesentlichen Einfluß auf die vertikale Verteilung der Algen auszuüben, denn eine große Menge derselben wird in allen (überhaupt zugänglichen) Tiefen zu den verschiedensten Jahreszeiten gefunden.

Danach ist auch in tropischen Meeren ein Einfluß der Wärme auf die regionale Verteilung nicht zu erwarten, denn in ihnen sind die Temperaturdifferenzen naturgemäß noch geringer, und dasselbe gilt für die Polarmeere. Das wird frappieren, allein aus den Angaben von den verschiedenen Nordpol- usw. Expeditionen, die Kjellman zusammenstellte, ergibt sich, daß z. B. die Wassertemperatur bei Novaja Semlja im August an der Oberfläche $+1{,}4°$, in 100 m Tiefe $-1{,}8°$ betrug. Ähnliche Angaben liegen aus anderen Gegenden vor, und wenn auch an grönländischen Küsten im Sommer Oberflächentemperaturen von $+3$—$5°$, vielleicht auch etwas mehr erreicht wurden, so ändert das an der Wärme in einiger Tiefe kaum etwas. Diese bleibt, wie schon S. 187 erwähnt, fast immer unter Null. Nun wäre ja denkbar, daß die Überschreitung des Gefrierpunktes nach oben eine Bedeutung habe, daß unter 0° das Leben sistiert sei, über 0° aber beginne. Indes dafür liegen bislang Anhaltspunkte nicht vor, und die Sache wird besonders unwahrscheinlich durch die S. 187 erwähnten Beobachtungen, wonach viele Polaralgen auch bei $-2°$ sehr wohl zu wachsen imstande sind.

In den mitteleuropäischen Meeren und Süßwasserseen und in analogen Wasserbehältern anderer Kontinente sind die Temperaturschwankungen und Wärmedifferenzen in verschiedenen Tiefen größer. Im Bodensee z. B. findet sich nach Forel die konstante Temperatur in ca. 100 m Tiefe mit 4°, in 40—80 m Tiefe betragen die Schwankungen im Mittel 1—2°, bei 20 m finden sich Differenzen von 6°, bei 10 m von 12° und am Niveau solche von 16°. Das sind Durchschnittszahlen. Im einzelnen werden die Differenzen noch größer, und so kann an einem Sommertage an der Oberfläche leicht eine Temperatur von 22—24° herrschen, während die Tiefen weit kühler sind.

Dem Bodensee ähnlich verhalten sich die norwegischen Gewässer. Die Durchschnittstemperatur beträgt dort nach Gran, Hjort, Nordgaard (vgl. auch Mohn, im Juli-September 16°, im März-April $+2°$ an der Oberfläche. Die Schwankungen machen sich bis zu einer Tiefe von 50 m meistens noch stark bemerkbar, und speziell im Sommer sind die Temperaturdifferenzen in verschiedenen Schichten nennenswert; wir finden bei 20 m etwa 15°, bei 30 m etwa 12°, bei 50 m im Durchschnitt 9°. Im März-April wird relativ kaltes Wasser (3°) bis zu 50 m Tiefe hinab vorgefunden.

Unterhalb dieser Grenze werden die Unterschiede geringer, man beobachtet bis zu 250 m Temperaturen zwischen 6 und 8°. Größere Tiefen kommen für uns nicht in Frage.

In der Ostsee liegen die Dinge im Prinzip ähnlich. Es wäre durchaus verständlich und wahrscheinlich, daß in den zuletzt genannten Abschnitten gewisse Formen sich von der wechselvollen, hoch temperierten Oberfläche in gleichmäßig kühlere Tiefen zurückziehen, und es mag umgekehrt Algen geben, welche die größere Wärme in solchem Falle aufsuchen. Aber es ist in dieser Richtung für das Benthos nichts erwiesen. Vielleicht trägt ein gewisses Wärmebedürfnis dazu bei, daß Nemalien, Mesogloeen u. a., wie auch Kjellman betont, im Norden (Ostsee, Skagerrak usw.) stets als Sommerformationen im August an der Oberfläche erscheinen. Allein es ist wohl fraglos, daß nicht die Wärme allein sie lockt.

Der Temperaturwechsel in den oberen Schichten wirkt aber offenbar weniger auf die Verteilung in verschiedenen Tiefen als vielmehr auf die Jahresperiode. Davon soll später gesprochen werden.

5. Das Licht.

Das Licht ist derjenige Faktor, welcher fast mehr als alle anderen über die Verteilung und Verbreitung der Wasserpflanzen überhaupt und der Algen im besonderen entscheidet. Das wurde im Prinzip schon früh erkannt, und aus dieser Erkenntnis resultieren Versuche, Durchsichtigkeit und Farbe des Wassers mehr oder weniger präzis zu bestimmen.

Bei allen diesen ist aber eine nicht unwesentliche Vorfrage kaum berührt worden, nämlich die: Wieviel Licht wird an der Oberfläche des Wassers reflektiert, und damit für die Algenvegetation unbrauchbar gemacht? Die außerordentliche Blendung, welche sich auf Meeren und Landseen häufig bemerkbar macht, zeigt, daß das reflektierte Lichtquantum nicht ganz gering sein kann, und einfache Überlegung lehrt, daß je nach dem Sonnenstande sich ganz verschiedene Werte ergeben müssen. Wie groß aber diese sind, ist mir nicht bekannt.

rchsichtig-eit.

Demgegenüber ist die andere Frage, wie weit Licht in die Tiefen dringt, häufig geprüft worden. Nach Krümmel, der die Literatur sorgfältig zusammenstellte, reichen die ersten hierauf abzielenden Experimente in den Anfang des 19. Jahrhunderts zurück; einigermaßen konsequent haben aber erst Secchi und Cialdi im Meere, Forel in Süßwasserseen gearbeitet, ihnen sind andere gefolgt. Diese Autoren senkten weiße Scheiben ins Wasser hinab und beobachteten die Tiefen, bei welchen dieselben den Blicken des Beobachters entschwinden. Die so konstatierte »Sichttiefe« ergibt (natürlich verdoppelt) diejenige, bis zu welcher Strahlen hinabreichen, die für das menschliche Auge noch eben sichtbar sind.

Nach diesen Beobachtungen dringen derartige Strahlen im Mittelmeer vor Civita vecchia bis zu 90 m, in der Sargassosee ca. 120 m ein, im Genfer See gelangen sie bis auf 42 m und im Bodensee auf 23 m hinab. Doch hängen die Befunde natürlich von Trübungen ab, welche sich im Wasser finden, mögen diese nun von suspendierten Bodenpartikelchen herrühren oder von massenhaft auftretendem Plankton usw. Wegen der Anwesenheit suspendierter Teile gehen in Meerengen, Häfen usw. sichtbare Strahlen nur auf ca. 10 m und oft noch weniger hinab, und in Seen, die von großen Strömen durchflutet werden (Bodensee, Genfer See usw.), ist die Durchsichtigkeit in den Wintermonaten größer als im Sommer, weil in der warmen Jahreszeit durch Regen ausgiebige Mengen von Detritus aus den Gebirgen eingeführt werden.

Weitere Zahlen führe ich unter Hinweis auf Forel hier nicht an. Fast alle Meer- und Seefloren buchen diese Daten beinahe zu ausführlich, denn die in Rede stehende Methode kann nur Annäherungswerte zur vorläufigen Orientierung geben.

Man hat denn auch auf neue, bessere Mittel gesonnen, und Forel*) hat zuerst photographische Platten resp. Papiere verwandt, um das Eindringen der Lichtstrahlen in das Wasser zu verfolgen. Er brachte sie in einer

*) S. Krümmel.

Nacht in bestimmte Tiefen und holte sie in der nächsten Nacht wieder herauf. Fol*) und Sarrasin*), später v. Petersen*) benutzten Apparate, in welchen die photographischen Platten verdeckt hinabgelassen, später aber automatisch aufgedeckt wurden. Auf diesem Wege ließ sich zeigen, daß Chlorsilberplatten im Bodensee bei 30 m im Sommer, bei 50 m im Winter noch eben Spuren der Belichtung aufwiesen. Im Genfer See ergaben sich 45 m für den Sommer und 110 m für den Winter. Sehr empfindliche Jod-Bromsilberplatten zeigten im gleichen See aber noch bei 200 m Lichtstrahlen an.

Bei Nizza dringt Licht nach Fol und Sarrasin bis zu 400 m vor, und bei Capri nach v. Petersen sogar bis 550 m.

Gegen dies photographische Verfahren lassen sich nicht bloß technische Einwendungen erheben, sondern es muß vor allem betont werden, daß durch dieses nur die chemisch wirksamen Strahlen der stärker brechbaren Spektralhälfte indiziert werden, während über das Eindringen roten, gelben usw. Lichtes, das ja gerade für die Assimilationstätigkeit in Frage kommt, die Versuche keinerlei Auskunft geben.

Danach bleibt denn nichts anderes übrig, als zum Spektroskop zu greifen. *Farbe.* Nachdem schon von Bunsen u. a. qualitative Analysen vorlagen, haben erst Boas, dann Hüfner die Absorption von Strahlen verschiedener Wellenlänge quantitativ bestimmt, und zwar für chemisch reines Wasser. Danach werden die langwelligen Strahlen am stärksten, die kurzwelligen am schwächsten absorbiert, d. h. die Spektralfarben verschwinden im reinen Wasser mit der Schichtendicke sukzessive, von Rot beginnend; Violett bleibt am längsten erhalten. In einer 10 m dicken Wasserschicht ist nach Hüfner vom gesamten Rot ($\lambda = 671$—658) nur noch etwa 2 %, vom Orange ($\lambda = 611$—593) 8 % vorhanden. Vom Gelb $\lambda = 582$—571 sind 68 % absorbiert und 32 % übrig geblieben usw., vom Indigo dagegen $\lambda = 452$—446 sind noch 75 % erhalten, wie aus Fig. 519, S. 145 ersichtlich. Unter der Voraussetzung, daß die Auslöschung der Strahlen völlig gesetzmäßig weiter geht, berechnet dann Hüfner, daß bei 100 m Schichtendicke nur noch Spuren von Gelb und Grün vorhanden sind, während Blau und Indigo ($\lambda = 471$—446) immerhin noch mit 6 % der ursprünglichen Intensität vertreten ist. Theoretisch rechnet er aus, daß bei 896 m Tiefe noch ein Licht herrscht, dessen Intensität der des Fixsternes Capella entspricht.

Das ist für uns freilich irrelevant, denn überall sind Trübungen vorhanden, welche, auch wenn sie noch so minimal sind, die eindringenden Strahlen weit früher zum Erlöschen bringen.

Aus dem Gesagten ergibt sich von selbst die altbekannte Tatsache, daß reines Wasser im durchfallenden Licht blau erscheint, sobald hinreichend dicke Schichten vorliegen, und diese Wahrnehmung gilt für viele natürliche Wässer ebenso gut, denn die in ihnen gelösten Salze, mögen sie mehr oder weniger reichlich gegeben sein, ändern den Extinktionskoefizienten, soweit unsere Untersuchungen reichen, nicht nennenswert. Danach sind viele große Meeresabschnitte blau gefärbt: die Ozeane, das Mittelmeer usw., auch zahlreiche große und kleine Binnenseen sind durch ihre Blaufärbung bekannt, ich erinnere nur an den Gardasee, die vielen kleinen blauen Alpenseen usw. Solche liegen fast alle in Kalkgebieten, und es ist nicht ausgeschlossen, daß das umgebende Gestein färbende Substanzen an das Wasser abgibt. Ähnliches mag gelegentlich auch im blauen Meerwasser vorkommen, denn Vogel fand im Licht der blauen Grotte von

*) S. Krümmel.

Capri, das bekanntlich dicke Wasserschichten passiert hat, neben den zu erwartenden am weniger brechbaren Ende des Spektrums einen Absorptionsstreifen zwischen den Frauenhofer'schen Linien E und b, der in ganz reinem Wasser nicht auftritt.

Viel abweichender aber sind die Absorptionsspektra der zahlreichen grünen Gewässer resp. Meeresabschnitte, für welche die Ostsee den Typus abgeben mag. Als ich meinerseits grünes Ostseewasser in 17 m lange Röhren füllte, sah ich wieder die Absorption an dem weniger brechbaren Ende des Spektrums, außerdem aber einen scharfen Streifen zwischen C und D, bei $\lambda = 604—608$. Dazu kam noch, daß das Ostseewasser die blauen Strahlen auslöschte; bei 17 m war von $\lambda = 450$ bereits eine Schwächung der Strahlen erkennbar, die sich gegen das stärker brechbare Ende steigerte.

Leider sind die eben erwähnten spektroskopischen Analysen keine quantitativen, aber sie zeigen doch, daß diese Dinge nicht allein vom theoretischen Standpunkt aus betrachtet sein wollen, sondern daß es in den Einzelfällen der experimentellen Prüfung bedarf.

Relativ irrelevant ist für uns, worauf die Differenzen der Absorptionsspektra beruhen; immerhin will ich darauf hinweisen, daß für mich, trotz einiger dagegen erhobenen Bedenken, die Bunsen-Wittstein'sche Erklärung, die ganz kürzlich auch Aufsess verteidigte (s. auch Aitken), am meisten für sich hat, wonach Spuren gelöster Substanzen den Hauptanteil an jenen Erscheinungen nehmen. Braune »Huminsubstanzen«, welche dem Meer durch Ströme, vielleicht nur in Spuren, zugeführt werden, modifizieren das normale Blau. Wegen weiterer Daten verweise ich auf Krümmel, Forel, Ule u. a., die auch über Farbenskalen berichten, welche mehrfach zur Anwendung kamen.

Wirkung der Lichtunterschiede.

Aus dem, was wir soeben über die Durchsichtigkeit des Wassers und die Durchlässigkeit desselben für verschiedene Strahlengattungen berichtet, ergeben sich nun mancherlei Gesichtspunkte für die Beurteilung der Verbreitung und Verteilung der Algen; es muß aber gleich von vornherein betont werden, daß auch auf diesem Gebiete noch recht viel zu tun ist. Es existieren zahllose Tabellen über die physikalischen Verhältnisse des Wassers und reichliche Angaben über die Vegetation in verschiedenen Tiefen, aber diese Angaben gehen häufig unverbunden neben einander her, und man vermißt, besonders in den Florenwerken, die beide Daten aufführen, gar so leicht eine richtige Verknüpfung der Befunde. Einer der wenigen, welche allseitig die äußeren Faktoren, und speziell das Licht als Ursache für die Verteilung der Algen berücksichtigt haben, ist Berthold in seiner Flora des Golfes von Neapel, die demnach grundlegend geworden ist.

In den meisten Süßwasserseen gehen fest gewachsene Algen kaum unter 30 m hinab, das gilt z. B. für den Genfer und Vierwaldstätter See (Forel, Chodat), für den Bodensee (Kirchner und Schröter), den Würmsee (Brand) und für viele andere. In den Meeren wachsen die Tange häufig auch nicht viel tiefer, so z. B. finden sie ihre untere Grenze im Murmanischen Meere (Kjellman) bei ca. 40 m, an den grönländischen Küsten (Rosenvinge) bei 40—60 m, im Quarnerischen Golf (Lorenz) bei 60—70 m usw. Indessen steigen sie in sehr klaren Gewässern noch weit tiefer hinab, dredschte doch Berthold bei Capri, Ponza und Ventotene noch Algen aus 120—130 m und Kjellman solche (Ptilota pectinata u. a.) nördlich von Spitzbergen aus 150 Faden = 270 m Tiefe. Ob es sich im letzten Falle nicht um losgerissene Tange handelte, mag dahingestellt sein.

Algen, welche nicht auf ein festes Substrat angewiesen sind, scheinen etwas tiefer im Wasser gedeihen zu können. Während, wie gesagt, im Bodensee »feste« Algen bei 30 m aufhören, findet man noch Plankton bis zu 50 m, und lebende Diatomeen wurden ziemlich reichlich aus 75 m, vereinzelte (Cymatopleura solea) aus 160 m und 240 m Tiefe heraufbefördert. Ähnliches berichtet Schmidle aus dem Nyassasee. Forel erhielt Spirogyra aus 65 m im Vierwaldstätter See, und Wille berichtet von einem Vorkommen der Spirogyra rivularis bei 200 m im See Mjösen. Endlich weisen noch Lorenz, Fuchs, Schmidle u. a. darauf hin, daß Diatomeen häufig andere Regionsgrenzen haben als die gewöhnlichen Algen, denn der erstere traf z. B. Navicula-Arten noch bei 100 m Tiefe in ziemlicher Zahl im Quarnero an.

Die meisten Befunde der angegebenen Art stimmen zu dem, was photographische Platten und Weißscheiben uns lehrten. Wir begreifen leicht, daß nur dort Algen dauernd leben können, wohin leicht meßbare Lichtquanta gelangen. Das außerordentlich tiefe Vorkommen von Spirogyren und Diatomeen dagegen will nicht ganz einleuchten. Deshalb nehmen die meisten Autoren, welche über solche Fälle berichten, an, daß die fraglichen Algen zeitweilig mit Hilfe von Luftblasen in höhere Regionen emporsteigen. Das ist möglich, für einzelne Fälle sogar sicher. Bezüglich der Diatomeen wäre aber auch wohl noch zu fragen, ob nicht teilweise saprophytische Lebensweise vorliege, die ja für viele nachgewiesen ist.

Das Leben der Algen hört natürlich bei den angegebenen Tiefen nicht plötzlich auf, es klingt langsam aus, aber unter 300 m werden Algen nicht mehr zu finden sein. Wenn man will, kann man photische, dysphotische und aphotische Regionen unterscheiden, die dann immer stärker abnehmende Mengen von farbigen Pflanzen beherbergen.

Berthold hat zuerst klar ausgesprochen, daß jede Alge zu ihrem Gedeihen einer gewissen, meist nicht sehr großen Lichtintensität bedarf, und ich konnte seine Angaben vollauf bestätigen, wie aus dem hervorgeht, was in einem späteren Kapitel über die Kultur dieser Organismen berichtet wird. Algen wachsen dauernd nur dann, wenn das Licht, in welchem sie verweilen, auf eine gewisse Höhe gebracht wird, die für jede Form naturgemäß verschieden ist; die einen kommen nur in hellem Lichte fort, andere verlangen mäßige, wieder andere tiefere Beschattung, und aus den Kulturversuchen ergab sich von selbst, daß für jede Alge ein Minimum, Optimum und Maximum der Beleuchtungsstärke existieren müsse, bei welchem sie zu vegetieren vermag.

Wie es dann euryhaline und stenohaline Algen gibt, so kann man auch von euryphotischen und stenophotischen reden: bei den ersten liegen Minimum und Maximum der zulässigen Lichtstärken weit aus einander, bei letzteren dagegen rücken die Punkte nahe zusammen. Erstere werden leicht, letztere schwer kultivierbar sein, erstere haben eine große Verbreitung in verschiedenen Tiefen, letztere sind auf schmale Zonen und Streifen beschränkt.

Typisch euryphot ist u. a. Gelidium crinale, das bei Neapel in heller Sonne, wie im starken Schatten gedeiht, typisch stenophotisch erweisen sich Callithamnion elegans, Lithophyllum Lenormandi, die ein einigermaßen intensives Licht absolut nicht vertragen.

Das Optimum liegt im übrigen bei den meisten Algen nicht sehr hoch, man kann sie fast alle als Schattenpflanzen bezeichnen, und das wird verständlich aus der offenbar starken Reflexion, welche das Licht an der Oberfläche der Gewässer erfährt (vgl. S. 190).

Die eben erwähnten Befunde bestätigt die weitere Beobachtung im Freien; man braucht nur einmal einen Busch von Fucus vesiculosus mit den auf und unter ihm wachsenden kleinen Algen zu betrachten: am Fuß des Ganzen und im Schatten der Zweige leben ganz andere Formen als an deren Spitzen, und jede Art okkupiert einen Platz von bestimmter Helligkeit.

Genau so, oder noch besser, konnte Berthold die konstante Anordnung der verschiedenen Formen an Cystosira granulata verfolgen. Er schreibt darüber: »Trägt z. B. die Oberseite Haliseris, Dictyota, Chylocladia parvula und ähnliche, so drängen sich unter diesen und seitlich Dasya squarrosa, Antithamnion und andere kleinere Formen zusammen. Wo ein größerer geschützter Raum vorhanden, da finden sich Peyssonelia squamaria und P. rubra, auch wohl Lithophyllum expansum ein und wenden ihre Flächen dem Lichte zu. Chrysymenia, Rhodophyllis usw. vereinigen sich mit ihnen. Noch mehr (vor Licht geschützt folgen dann die Callithamnien, Plocamium, Delesseria, Valonia utricularis, Halopteris in kleinen, gestauchten Exemplaren, der Größe der schützenden Decke sich anpassend. Die vom Licht abgewendete Unterseite ist schließlich gewöhnlich ganz vegetationslos«.

Die gleiche Miniaturbetrachtung ist auch anwendbar auf Pfähle, einzelne Steinblöcke usw., die ebenfalls in konstanter Reihenfolge bestimmte Formen tragen. In der Ostsee sah ich z. B. mehrfach an Pfählen Gürtel von Ceramium rubrum, denen in etwas größerer Tiefe, also bei geringerem Licht, Polysiphonia nigrescens folgte. Jeder aufmerksame Beobachter kann solche Beispiele fast ins Ungemessene vermehren.

Im großen wiederholen sich dieselben Dinge. Im Würmsee, Bodensee, Genfer See usw. läßt sich eine Charen-Zone und unterhalb derselben ein Nitella-Gürtel erkennen. Die Grenze zwischen beiden mag sich in der Regel bei 8—10 m Tiefe befinden. Es ist kaum zweifelhaft, daß Chara auf etwas größere Helligkeit abgestimmt ist und deshalb die seichteren Standorte wählt. In kleineren Seen läßt sich ähnliches nicht bloß an Algen, sondern auch an höheren Pflanzen verfolgen. Wo z. B. Litorella und Isoetes lacustris gemeinsam vorkommen, besiedelt erstere die oberen, helleren Regionen, letztere geht etwas tiefer in wenig lichtärmere Zonen hinab. Dasselbe gilt für Ceratophyllum, das eventuell im Schatten anderer Wasserpflanzen Schutz sucht.

Auch in der freien Ostsee, auf Steingrund, konnte ich beobachten, daß Ceramium rubrum und Polysiphonia nigrescens, die wir schon erwähnten, ihrem Lichtbedürfnis gemäß zu einander fast stets die gleiche Stellung haben; die erste Floridee pflegt etwas seichter zu wachsen als die andere, wenigstens dort, wo keine anderen Faktoren störend eingreifen. Auch das Plankton hat seine Vertikalverteilung, doch hat diese wohl andere Gründe (S. 177).

Aber in all den Seen und Meeren, deren Ufer sanft ins Wasser abfallen, treten die Wirkungen des Lichtes auf die Verteilung der Algen nicht so markant und so frappierend hervor, wie dort, wo Felsen und Klippen ihre steilen Wände und Abhänge tief unter das Meeresniveau hinabsenken. Die scharfen Schatten, welche sie erzeugen, sorgen noch besonders für eine scharfe Abgrenzung der Areale, welche die auf verschiedenes Licht gestimmten Formen einnehmen.

Je weniger Bewegung im Meer herrscht, um so weniger wird die Lichtwirkung beeinträchtigt, deshalb treten z. B. im Golf von Neapel die Dinge, die uns momentan interessieren, weit klarer in die Erscheinung als in

nordischen Meeren, in welchen die Wasserbewegung eine weit größere Rolle bei der Verteilung der Tange spielen dürfte als im Süden; deshalb halten wir uns wieder an BERTHOLD's Angaben.

An der Flut- resp. Ebbegrenze gedeihen im relativ hellen Licht Enteromorphen, Ulven, Cladophoren usw. und ihnen folgen auf dem Fuße zahlreiche braune Algen, besonders Ectocarpus, Cystosira, Padina usw., die im Süden die charakteristische Vegetation seichter, stets sonniger Küstenregionen darstellen; auch im Norden sind ja an solchen Punkten Fucus mit Ectocarpus, Scytosiphon usw. sehr verbreitet.

Etwas Schatten suchen Stypocaulon, Rytiphloea, Bryopsis cupressoides, Codium adhaerens u. a., d. h. sie gedeihen besonders dort, wo an einigen Stunden des Tages Schatten herrscht, während sie zu anderen Stunden besonnt sind.

Besonders bevorzugt aber wird von vielen Algen die Schattengrenze, d. h. Orte, an welchen den ganzen Tag diffuses Tageslicht von einiger Intensität herrscht; hier drängen sich nach BERTHOLD zahllose Formen zusammen, die gar nicht alle aufzuzählen sind, vorzugsweise sind es Florideen, doch mengen sich unter diese auch braune und grüne Algen, besonders Siphoneen, wie Codium tomentosum. Leicht zu beobachten ist diese Vegetation an der Nordseite steil abfallender Felseninseln, z. B. an Nisita und Capri, und wer einmal von der »Gran Marina« nach der blauen Grotte auf Capri rudert, kann alle Übergänge von der sonnigen Phaeophyceenvegetation bis zu dieser Schattenflora verfolgen.

Lokalitäten, welche das helle, diffuse Tageslicht nicht mehr voll erhalten, werden ärmer an Algen, und zwar, wie vorauszusehen, um so mehr, je mehr am jeweiligen Standorte das Licht eine Schwächung erfährt. An Plätzen mit mäßigem Licht finden sich Haliseris, Peyssonelia (mit Plocamium und Antithamnion cruciatum), Valonia, Udotea, Palmophyllum, Halopteris mit Delesseria Hypoglossum und Nitophyllum uncinatum) Callithamnion elegans, Lithophyllum Lenormandi usw.

In dieser Zusammenstellung wurde die Reihenfolge so gewählt, daß die relativ lichtbedürftigsten Typen voranstehen, während die mehr oder weniger lichtscheuen an das Ende gesetzt sind, Haliseris kann gelegentlich gar in besonnte Stellen geraten und verträgt keine sehr große Beschattung, Callithamnion elegans und Lithophyllum dagegen wachsen nur an Orten, die für unser Auge schon starken Schatten aufweisen, z. B. im Eingange von Grotten, wie sie an Felsküsten so häufig sind. Sie stellen freilich auch gleichsam die letzten Ausläufer der Algenvegetation dar, welche sich in Gebiete mit ungenügendem Licht hinein erstrecken.

Wir haben zunächst nur von mehr oder weniger schattigen Lokalitäten, von Felshängen, Felsgrotten usw. an der Oberfläche gesprochen; nun können wir feststellen, daß die Algen, welche den stärksten Schatten am Niveau des Wassers aufsuchen, auch am weitesten in die Tiefe hinabsteigen. Die Lithophyllen, Udotea, Palmophyllum und viele andere finden wir bei 50 m und noch viel größerer Tiefe auf den »Secchen« im freien Golf wieder.

Diese Beobachtungen stimmen mit meinen Kulturerfahrungen weitgehend überein; ich brachte Rhodomelen, Polysiphonien u. a. zur Frucht- und Sporenreife, gleichgültig, ob ich sie hinter doppelwandigen Glasgefäßen, welche nur grünes oder blaues Licht durchließen, oder hinter Tuscheprismen (s. unten) kultivierte, die Strahlen jeglicher Gattung durchlassen. Es kam immer nur auf die Intensität des Lichtes, nicht auf dessen Farbe an.

Daraus folgt, daß die erwähnten Algen nicht in die Tiefe verbannt sind, weil sie durch gewisse Strahlengattungen, die in den oberen Regionen

vorhanden sind, geschädigt würden. Sie können vielmehr gewisse Strahlen entbehren, und sie fühlen sich wohl, wenn die für sie nutzbaren auf ein gewisses Maß beschränkt erscheinen; das kann durch Absorption im Wasser oder allgemein durch Beschattung erfolgen.

Ørstedt hatte in Anlehnung an die seinerzeit üblichen Bestrebungen in der Pflanzengeographie auch im Meer verschiedene Tiefenregionen angenommen; in einer grünen, einer braunen und einer roten Zone sollten die Tange gleichsam über einander geschichtet sein. Ihm sind gelegentlich auch andere Botaniker gefolgt. Allein so schematisch lassen sich die Dinge nicht fassen, das betonte schon Kjellman, und besonders Berthold zeigte, daß speziell für den Golf von Neapel von einer solchen Regionenteilung nicht die Rede sein kann. Gewiß, in bestimmten Gegenden treten solche verschiedenfarbige Zonen bei oberflächlicher Betrachtung der Dinge hervor, und auch bei genauerer Prüfung ergibt sich, daß ganz im allgemeinen die grünen und braunen Algen mehr die Licht-, die roten mehr die Schattenformen sind, aber im einzelnen werden doch die Glieder der verschiedenfarbigen Verwandtschaftskreise so durch einander geschoben, daß in dieser Richtung kaum eine Regel, geschweige denn ein Gesetz zu statuieren ist; und solange Florideen in reichlicher Menge z. B. im Schatten von Fucus oder Cystosira leben, solange darf man nicht von Farbenregionen reden. Man hat denn auch den »Ørstedtismus« verlassen, und Lorenz, Kjellman, Berthold u. a. haben sich darauf beschränkt, Genossenschaften aufzustellen, deren teils rote, teils braune oder grüne Glieder durch gleichartige Anpassung an äußere Lebensbedingungen zusammengeführt werden.

Wirkungen der Farbe.

Später freilich hat Engelmann den alten Ørstedt in gewissem Sinne wieder aufleben lassen, im Zusammenhang mit seinen Untersuchungen über Farbe und Assimilation, die wir auf S. 144 erwähnten. Dort schon zeigten wir, unter Hinweis Fig. 519, daß in der Tiefe blauer oder grüner Meeresabschnitte die Rotalgen relativ viel, die Grünalgen relativ wenig nutzbare Strahlen vorfinden. Deshalb sind nach Engelmann die Florideen beim Kampf um den Platz dort unten bevorzugt, während Chloro- und Phaeophyceen in den oberen Regionen im Vorteil oder doch den Florideen mindestens gleichgestellt sind. Engelmann betont auch noch besonders, was wir schon andeuteten, daß die roten und gelben Strahlen nahe der Oberfläche für die Florideen zwar unnütz sind, aber ihnen doch nicht zu schaden brauchen.

Noch schärfer fast als Engelmann hat sein Schüler Gaidukov die Auffassung des Meisters vertreten, und er hat sich besonders auch gegen das gewendet, was ich auf Grund Berthold'scher und eigener Erfahrungen vortrug.

Wer hat recht? Ich muß gestehen, Engelmann's Auffassung ist ganz plausibel, und die Wasserfarbe mag ja auch unter gewissen Umständen den Kampf ums Dasein beeinflussen; im übrigen aber kenne ich keine sicher beobachteten Tatsachen, die das wirklich beweisen.

Dagegen gibt es zahlreiche Fälle (s. oben), in denen Florideen aus der Tiefe emporsteigen, falls sie Schatten finden, z. B. in Grotten; und das sind nicht, wie Gaidukov meint, »blaue« Grotten, die ihr Licht durch dicke Wasserschichten erhalten, sondern andere, ganz flache (z. B. »Grotta del Tuono« bei Neapel), in welchen von unterseeischer Beleuchtung keine Rede sein kann. Dazu kommt, daß ich so und so viele Florideen längere Zeit im Schatten von Tuscheprismen gezogen habe, die bekanntlich alle Spektralfarben gleichmäßig absorbieren. Ich bemerke das ausdrücklich,

weil Gaidukov Berthold's Angaben und meine Versuche einer Kritik unterzogen hat, die mangels eigener Anschauung und zureichender Kenntnis der deutschen Sprache etwas ungenügend ausgefallen ist.

Leugnen wir also, daß Wasser- und Algenfarbe heute jederzeit auf einander abgestimmt sind, so bleibt eine andere Frage, und darauf habe ich schon früher aufmerksam gemacht, ob nicht etwa die Wasserfarbe einstmals bei der Entstehung der roten Formen eine Rolle gespielt habe, ob dieselben nicht in der Tiefe des Meeres geworden und ob nicht vor langen Epochen Ørstedt's Zonen in Geltung waren. Man könnte dann annehmen, daß spätere Wanderungen der Chlorophyceen nach abwärts, der Rhodophyceen nach aufwärts eine Störung der ursprünglichen Anordnung herbeiführten.

Da wenige Untersuchungen in dieser Richtung vorliegen, mag die gestellte Frage überflüssig erscheinen, indes hat Engelmann resp. sein Schüler Gaidukov doch eine Beobachtung gemacht, welche, wenn sie sich bestätigt, Licht auf unsere Frage wirft. Oscillarien, hinter farbigen Lösungen kultiviert, nahmen in ihren Zellen die Komplementärfarbe an. Im roten Licht wurden sie grün, im grünen rot, im blauen braungelb usw.; und diese so erworbenen Färbungen erhielten sich auch dann, als die Pflanzen im weißen Licht weiter kultiviert wurden. Ähnliches kommt wohl auch im Freien vor. Nadson wenigstens fand, daß nicht bloß Cyanophyceen, welche in Muschelschalen, Kalkgestein usw. leben (s. unten), sondern auch die in gleicher Weise vegetierende Conchocoelis (= Ostreobium), im tiefen Wasser rot, im flachen grün erscheinen und diese Färbungen je nach der sie überlagernden Wassermasse abändern können. Die Farbenänderung geschieht nach Nadson durch ein rotes, wasserlösliches Pigment, das in die Chromatophoren eingelagert wird. Denkbar wäre danach auch, daß Grünalgen wie Bryopsis, die schon Spuren roter Farbe enthalten (S. 119), diese bei entsprechender Behandlung vermehren. Allein erwiesen ist von solchen für unsere Auffassungen zweifellos sehr wichtigen Dingen bislang nichts als das eben erwähnte. Alles was ich in meinen Kulturen sah, zeigt nur, daß Polysiphonien, Rhodomela usw. bei starker Belichtung hell-, bei Beschattung durch farblose Medien dunkelrot wird. Auch im Freien gibt es zahlreiche Florideen, welche in unmittelbarer Nähe der Oberfläche intensiv rot sind, z. B. kann man so gefärbte Nitophyllen, Callithamnien usw. an der Schattenseite von Nisita oder Capri vom Boot aus mit der Hand greifen. Daneben kommen dann andere dunkler oder heller (violett usw.) gefärbte Formen vor.

Wenn nun Gaidukov meint, die Verfärbungen, welche Berthold und ich bei intensiver Beleuchtung an vielen Algen wahrnahmen, seien ein Beweis für eine komplementäre Anpassung, so muß ich dem doch widersprechen. Solche Dinge muß man gesehen haben, um zu wissen, daß das kaum möglich ist. Polysiphonia und Ceramium kommen z. B. bei Warnemünde in 2—3 m Tiefe, oft schon bei $^1/_2$ m vor. Färben sie sich am gleichen Standort im Winter schön rot, im Sommer blaß, so kann das doch kaum an der Wasserfarbe liegen, die bei 2 m erst eben anfängt grünlich zu werden! Man könnte höchstens von Wärmewirkungen reden, und die interessieren uns momentan nicht.

Mir scheint klar: die Färbungsursachen der Florideen bedürfen erneuter Prüfung. Dann muß man aber nicht bloß fragen: weshalb erscheinen sie bald heller, bald dunkler rot, sondern auch weiter: weshalb sind verschiedene Vertreter der Gruppe verschieden gefärbt, obwohl sie am gleichen Orte wachsen? Wer oder was verleiht den Phyllophoren, Helminthocladien usw. einen braunen, den Furcellarien, Polyides u. a. einen mehr

gelblichen Farbenton? Weshalb wird Gigartina Teedii bei Neapel am Niveau fast grün? Die Bostrychien des Brackwassers werden als schmutzig violett geschildert, Batrachospermum und Lemanea endlich haben eine Färbung, die kaum noch an Florideen erinnert. Warum? Wie verläuft bei ihnen die Assimilationskurve? Das alles wäre zu prüfen, ehe man sich für oder gegen Engelmann entscheidet.

Lichtschutz. An den jeweiligen Algenstandorten ist die Lichtintensität natürlich nicht konstant, sie wechselt nach dem Wetter und erst recht nach den Jahreszeiten. Mit solchen Varianten finden sich kleine kurzlebige Arten, wie Berthold zeigte, einfach dadurch ab, daß sie andere Plätze aufsuchen, und so kann man verfolgen wie kleine Formen im Sommer weiter in die Tiefe hinabsteigen oder sich in schattige Grotten zurückziehen, um in der dunkleren Jahreszeit wieder im entgegengesetzten Sinne vorzurücken. Perennierende Tange sind dazu natürlich nicht oder doch nur in beschränktem Maße befähigt; sie überdauern die Lichtperioden, welche besonders weit von der optimalen Helligkeit abweichen, durch ein Stadium, in welchem das Wachstum mehr oder weniger sistiert erscheint, oder in welchem sogar einzelne Glieder abgeworfen werden; darüber soll noch etwas mehr in einem späteren Abschnitt berichtet werden.

Vielen Algen aber stehen außerdem während der Wachstumsperiode, zum Teil auch während der Ruhezeit, noch Mittel zur Verfügung, um sich in relativ kurzer Zeit (oft in einem Tage) noch einen besonderen Schutz gegen zu helles Licht zu verschaffen.

Berthold machte zuerst darauf aufmerksam, daß die farblosen Haarbüschel, welche bei zahlreichen Algen vorkommen, mutmaßlich dem Lichtschutz dienen. In der Tat kann man, wie ich selber oft verfolgt habe, sehen, daß sich, z. B. an hell beleuchtetem Fucus, ganz rapide aus allen Grübchen farblose Fäden entwickeln und den Tang in eine dichte Haarwolke einhüllen. Auch Codium bekleidet sich bei Belichtung mit einem dichten Haarpelz, ebenso viele andere Algen, entsprechend ihrem Bau und Wachstum. Z. B. werden die farblosen Haarsprosse der Rhodomeleen unter den angegebenen Bedingungen reichlich entwickelt.

Alle diese Vorgänge verknüpfen sich ceteris paribus so prompt mit dem Lichtwechsel, daß man unwillkürlich zu dem von Berthold gezogenen Schlusse gedrängt wird. Allein man muß doch wohl zugeben, daß der Lichtschutz nicht die einzige Aufgabe jener farblosen Haare ist, denn unter veränderten Lebens- und Kulturbedingungen enstehen sie nicht immer gleichmäßig bei der nämlichen Lichtintensität. Ich sah z. B., daß sie nicht bei jeder Konzentration des Meerwassers in derselben Weise zum Vorschein kommen, und K. Rosenvinge führt auch Beispiele an, in welchen Werden und Vergehen der Haare nicht den obigen Voraussetzungen entsprach. Da sucht man denn nach weiteren Funktionen dieser Gebilde, und wir erwähnten schon auf S. 132, daß man sie mit den Wurzelhaaren verglichen und sie als Organe für die Absorption von Nährstoffen im weitesten Sinne angesprochen hat. Reinke war der erste, der diesen Gedanken aussprach. Wille ist ihm gefolgt, auch Rosenvinge, Kuckuck u. a. haben zugestimmt. Ich meinerseits glaube die Sache nicht so weit von der Hand weisen zu müssen, wie ich das früher getan. Daß die farbigen »Haare«, die wir in den verschiedenen Gruppen Assimilatoren nannten, diese Funktion auch ausüben, wird kaum zu bezweifeln sein, warum sollen dann die farblosen nicht auch Ernährungszwecken dienstbar gemacht werden? Freilich, genauere Untersuchung wäre anzustellen und dabei zu prüfen, wie weit etwa die Photosynthese im hellen Licht Beziehungen zur

Bildung der farblosen Haare aufweist. Wo viele Assimilate gebildet werden, werden meistens auch viele anorganische Salze verlangt.

An Stelle des wirklichen oder vermeintlichen Lichtschutzes durch die Haare tritt nun bei nicht wenigen Algen eine ganz andere Art der Lichtschwächung. Diese wird herbeigeführt durch das Irisieren hell beleuchteter Sprosse. Chylocladien, Chondriopsis u. a. schillern bei auffallendem Licht in prächtig blauen Farben, Cystosira ericoides und C. opuntioides lassen ebenfalls ein bläuliches Oberflächenlicht erkennen, während andere Spezies dieser Gattung, auch Sargassen u. a. unter gleichen Bedingungen weiß erscheinen. Schön grünes Licht werfen Dictyota u. a. zurück, weißglänzend kann Bryopsis erscheinen usw.

Zunächst sei mit Berthold betont, daß es sich in keinem dieser Fälle um eine Fluoreszenzerscheinung handelt, sondern es werden gewisse Strahlen des auf die Algen treffenden Lichtes von diesen zurückgeworfen; das eine Mal blau, das andere Mal grün usw.

Das Irisieren macht sich nur an den Exemplaren der fraglichen Algen bemerkbar, welche an intensiv beleuchteten event. an ziemlich stark besonnten Standorten vorkommen; es hört ziemlich rasch auf, wenn die Pflanzen einem diffusen Licht von mäßiger Helligkeit ausgesetzt werden.

Daraus wird verständlich, daß die in Rede stehenden Farbenerscheinungen in nordischen Meeren viel weniger zur Beobachtung kommen als in südlichen, und weiter darf man zweifellos schließen, daß es bei dem Prozeß teils auf Abblendung weißen Lichtes, teils auf partielle Eliminierung bestimmter Strahlen, vorzugsweise des Blau und Grün ankommt. Welchen Sinn das letztere hat, mag dahingestellt sein. Da die kurzwelligen Strahlen, wenn sie mit großer Intensität wirken, oft Störungen im Getriebe der Zelle hervorrufen, könnte es auf Beseitigung solcher Störungen abgesehen sein.

Untersucht man mit Berthold irisierende Sprosse von Chylocladia kaliformis, so findet man in den Oberflächenzellen alle Chromatophoren auf die Seiten- und Innenwände zurückgezogen (Fig. 523, 2), die Außenwand aber wird bekleidet von lamellösen Eiweißmassen (Fig. 523, 2*p*). Diese sind es zweifellos, welche das Licht reflektieren; sie verteilen sich in der Zelle, wenn die Intensität des auf sie wirkenden Lichtes erheblich herabgesetzt wird. Die Ähnlichkeit dieser Eiweißmassen mit einem Fenstervorhang ist tatsächlich außerordentlich groß.

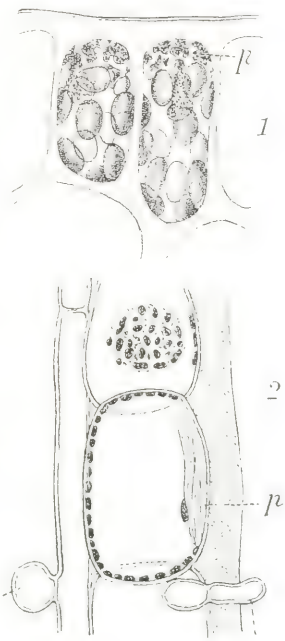


Fig. 523 n. Berthold. *1* Zellen von *Cystosira ericoides*. *2* Zellen von *Chylocladia*. *p* plasmatische Massen, aufgehäuft zum Lichtschutz.

Analoge Körper findet Berthold bei Cystosira usw. (Fig. 523, *1*), und bei Dictyota macht er die Kügelchen, welche sich mit Osmium schwarz färben (S. 150), für dieselbe Funktion um so mehr verantwortlich, als auch sie bei heller Beleuchtung gegen die Außenseite rücken, während die Chromatophoren sich nach innen zurückziehen. Bei Derbesia usw. wären nach Noll, Golenkin, Ernst u. a. die auf S. 155 erwähnten Proteinstoffe für die in Rede stehende Erscheinung verantwortlich zu machen.

Berthold's Auffassungen sind von Ad. Hansen bestritten worden mit dem Hinweis darauf, daß jene mutmaßlich reflektierenden Körper offenbar Reservesubstanzen seien. Selbst wenn es seltsam erscheint, daß Assimilate als Fenstervorhang Verwendung finden, so ist doch keineswegs eine mehrseitige Verwendung solcher Dinge ausgeschlossen. Man denke doch nur an die Blumenblätter von Ranunculus, in welchen eine Lage dicht stärkehaltiger Zellen ganz zweifellos biologischen Zwecken dient, indem sie den Butterglanz dieser Organe herbeiführt.

Hansen's Beobachtungen sind aber auch sicher unzureichend, er sah nur einmal ein Irisieren von Dictyota, hat demnach wohl nur Pflanzen aus diffusem Licht vor sich gehabt.

Als einen Lichtschutzapparat muß man vielleicht auch unter gewissen Bedingungen das Hämatochrom auffassen. Wir haben gesehen, daß es in fast allen Hypnozygoten und sonstigen Dauerzellen der grünen Algen, der Flagellaten usw. auftritt, und daß es besonders dann in die Augen springt, wenn solche Körper der Austrocknung ausgesetzt sind. Ich erinnere nur an die Zygoten von Chlamydomonaden, an die Hypnocysten von Protosiphon usw. An sie reihen sich auch die Chroolepideen, und gerade bei ihnen konnte Karsten zeigen, daß die gelben Massen im hellen Licht vermehrt, im Schatten reduziert werden. Wie freilich das Hämatochrom im einzelnen wirkt, ist nicht klar, und ob sich seine Anwesenheit bei den im Wasser befindlichen Haematococcen, roten Euglenen usw. in gleicher Weise erklärt, läßt sich vor der Hand auch nicht sagen.

Noch größeren Zweifeln begegnen farblos-glänzende Zellen, welche bei Antithamnion- und Pterothamnion-Arten schon von Nägeli erwähnt, später von Berthold und endlich von Nestler beschrieben worden sind. Dieselben entstehen in ganz charakteristischer, hier nicht näher zu schildernder Weise an den Kurztrieben der erwähnten Algen. Sie enthalten neben manchem anderen Proteinkörper, und deshalb sprechen sie Berthold wie auch Nestler als Zellen an, welche der Ernährung und der Speicherung von Reservesubstanzen dienen. Dieses will mir noch nicht ganz plausibel erscheinen, und deshalb weise ich darauf hin, daß Bruns und Golenkin bei Bonnemaisonia ganz analoge Zellen fanden, welche stark lichtbrechend sind, im auffallenden Lichte leuchten und wie es scheint auch Proteinkörper führen. Das freilich ist alles, und nur, um sie irgendwo unterzubringen, mag man die Vermutung aussprechen, daß die Zellen der Zerstreuung zu intensiven Lichtes dienen.

Die Schutz- und Blendvorrichtungen sind nicht jeglicher Lichtintensität gewachsen. Wenn dauernd intensives Licht auf Algen einwirkt, treten an ihnen mancherlei Veränderungen auf, welche häufig mit einer Schädigung der Pflanzen endigen. Übermäßig helle Belichtung ruft an fädigen Algen, z. B. an Ectocarpeen, Überverlängerung der Zellen, besonders an den Astspitzen hervor; damit verbunden ist ein Ausbleichen der Farbe, die Chromatophoren sind oft kaum noch sichtbar und nehmen nicht in demselben Maße an Größe zu, wie die Zellen, welche sie beherbergen. In ähnlicher Weise verblassen Florideen in der Kultur, wie wir schon oben berichtet haben.

In allen diesen Fällen handelt es sich natürlich nicht um pathogene Erscheinungen. Solche liegen vor in Versuchen von Borscow, Famintzin, Pringsheim u. a., in welchen durch übermäßig intensive Belichtung die Farbe völlig verblaßte oder gar die Chromatophoren zerstört wurden.

Literatur s. unter dem folgenden Abschnitt (S. 213).

VI. Vegetationsperioden.

1. Benthos.

Die Zeiten des Wachstums, der Fortpflanzung und der Ruhe bei den Algen lassen sich zunächst am leichtesten an einem Beispiel klarlegen. Der Golf von Neapel beherbergt die üppigste Vegetation vom Februar bis Mai, und wer im März—April einmal an der zoologischen Station arbeitete, hatte hinreichende Gelegenheit, die Fülle des Materials zu bewundern. Vom Mai-Juni an beginnen die Algen nach der Bildung von Fortpflanzungsorganen mehr oder weniger zu verschwinden. Wer im September etwa wiederkehrt, ist überrascht durch die relative Kahlheit der einstmals üppig bewachsenen Klippen. Erst im Winter beginnen sich zahlreiche Formen wieder zu regen und damit die Flora des ersten Frühlings vorzubereiten. *Mittelmeer.*

Das ist der allgemeine Eindruck und die allgemeine Regel. Im einzelnen wird letztere natürlich mannigfach durchbrochen. Während im Frühjahr braune Algen an hellen, rote Algen an schattigen Standorten dominieren, und die grünen (etwa mit Ausnahme von Cladophora, Bryopsis u. a.) zurücktreten, kommen Codien, Halimeden, Dasycladus usw. besonders im Herbst zur Beobachtung. Zwar sind auch sie großenteils im Frühjahr resp. das ganze Jahr vorhanden, allein sie fallen zwischen den anderen nicht so auf, und während jene im Hochsommer schwinden, bleiben sie erhalten und fruchten erst im Herbst. Einen Übergang zu solchen Formen mag Acetabularia bilden, die nach Berthold aus ihren Basalblasen im Januar austreibt, um im Juli—August zu fruchten. Caulerpa reiht sich insofern an, als sie ihre Flachsprossen bis weit in den Hochsommer hinein behält.

Doch das alles gilt nur für Algen, welche von der Oberfläche etwa 10—20 m hinabsteigen; in größeren Tiefen fällt die Ruhezeit in den Frühling. Die Hauptentwickelung der Algen vollzieht sich z. B. auf den Secchen und in noch größerer Tiefe im Sommer und Herbst, und zwar werden, wie schon S. 198 betont, in der Tiefe vielfach dieselben Formen wiedergefunden, die am Niveau im Frühling gedeihen.

Die Neapler Frühlingsflora steht nicht allein da, eine solche wiederholt sich vielmehr in fast allen Meeren der gemäßigten Zonen. Aus eigner Anschauung kann ich berichten, daß in der Ostsee vom Februar oder März an sich zahlreiche Ectocarpeen, Scytosiphon und andere Braunalgen entwickeln, daneben Monostroma, Ulothrix, Cladophora und endlich Florideen wie Ceramium, Polysiphonia u. a. Die erstgenannten Formen erreichen den Höhepunkt ihrer Entwickelung etwa im Mai, die letztgenannten im Juni, spätestens Anfang Juli, indem sie Fortpflanzungsorgane bilden; dann schwindet die Hauptmasse ihrer vegetativen Teile. *Ost- und Nordsee.*

Ähnlich ist es in Helgoland nach Kuckuck. Hier leiten neben Ectocarpeen Cladophoren u. a. den Frühling ein, ihnen folgen Polysiphonia

urceolata, Chorda tomentosa u. a., die aber auch im Juli verschwunden sind. Soweit ich sehe, reihen sich an diese Gebiete die atlantischen Küsten Frankreichs, Englands, ferner Schweden usw. an. Doch tritt in den zuletzt genannten nördlichen Regionen eine Hochsommerflora in die Erscheinung, welche reichlicher ist als in südlicheren Meeren.

dl. Meere. Typische Sommerformen sind in der Ostsee wie im Skagerrak die Lomentarien, Mesogloeen (Kjellman) und die Nemalien, zu denen sich bei Helgoland Helminthora, Helminthocladia u. a. gesellen. Sie alle erscheinen oft erst im Juli und enden im September. Ähnlich leben bei Helgoland nach Kuckuck Antithamnion Plumula, Antithamnion cruciatum, Callithamnion corymbosum u. a., die ebenso reine Sommerpflanzen sind wie auch Chorda filum, die in Nordsee, Ostsee und an Skandinaviens Küsten etwa im Mai erscheint, um im August—September zu fruktifizieren und dann abzusterben. Ihr schließen sich nach Kuckuck Desmarestia viridis und Sporochnus pedunculatus, Cladostephus spongiosus u. a. an.

Der Herbst (September—November) ist in den Meeren mit gemäßigtem Klima arm an kleinen kurzlebigen Arten. Doch kommen nicht selten Frühlingsformen um diese Zeit noch einmal zur Bildung von Fortpflanzungsorganen, z. B. fand ich regelmäßig bei Warnemünde Ectocarpeen mit Sporangien, Polysiphonien mit Sexualorganen während des September bis Oktober in guter Entwickelung.

Durch das reichliche Auftreten der wohl meist kurzlebigen Sommerformen, wie das u. a. bei Helgoland bemerkbar ist, schwindet speziell dort der Eindruck hochsommerlicher Ruhe, der bei Neapel sich so energisch aufdrängt, und von einer solchen ist in der Litoralregion der polaren Meere überhaupt nicht mehr die Rede. An den grönländischen Küsten z. B. fruchten nach Rosenvinge die meisten Algen vom Juni bis zum August, bei Novaja Semlja nach Kjellman von Anfang Juni bis Ende September usw.

Man wird vielleicht nicht fehl gehen, wenn man einen großen Teil dieser Algen den Frühlingsformen etwas wärmerer Meere an die Seite stellt. Es handelt sich offenbar um eine durch den kurzen Sommer bedingte Verschiebung; wegen des späten Verschwindens der Eismassen beginnt die Entwickelung recht spät, wird aber noch gerade vor Beginn erneuter Kälte zum Abschluß gebracht.

Wir reden hier in erster Linie von den kleineren und zarteren Algen der oberen Litoralregion. Diese schwinden, wie schon aus dem oben gesagten ersichtlich, in den Polargebieten zum weitaus größten Teil während des Winters, aber sie gehen auch an den weiter südlich gelegenen Küsten der Atlantic, der Nord-, Ostsee usw. stark zurück. Immerhin bleiben hier einige kleine Formen übrig oder erscheinen gerade in der kalten Zeit; z. B. erwähnt Kjellman eine Porphyra-Art in der Spritzzone des Skagerraks, Dumontia filiformis in der Litoralregion desselben Gebietes; und Kuckuck berichtet, daß bei Helgoland Sphacelaria radicans im Winter weite Strecken der Klippen überziehe.

Durch das massenhafte Verschwinden der Algen aus der Litoralregion während des Winters ist wiederum ein Gegensatz der nördlichen zu der südlichen Algenvegetation, z. B. der des Mittelmeeres gegeben. Ein solcher wird aber noch verstärkt durch die Tatsache, daß größere Tange, welche in toto perennieren, im Süden nur in mäßiger Zahl vertreten sind, während sie im Norden oft dominieren, speziell in der unteren litoralen und in der sublitoralen Region. Man vergleiche nur einmal die zerstreuten Sargassum- und Cystosira-Büsche des Mittelmeeres mit dem dichten Gürtel

von Fucaceen oder von Laminariaceen aller Art, mit den riesigen Wiesen von Furcellaria usw., welche der gemäßigte und der kalte Norden erstehen läßt.

Alle diese Tange des Nordens sind das ganze Jahr hindurch vorhanden, und da sie äußerlich keine ganz groben Veränderungen erfahren, sieht es fast aus, als ob sie dem Wechsel der Jahreszeiten nicht so unterworfen seien wie die übrigen, kleinen Algen. Einige von ihnen kümmern sich auch kaum um den Wechsel der Wärme und Kälte, des Lichts usw. Bis an die grönländischen Küsten (Rosenvinge) und wohl noch weiter hinauf gibt es Tange, welche das ganze Jahr fruktifizieren. Zu ihnen gehören manche Fucaceen, z. B. Fucus vesiculosus und nach Kjellman auch Fucus serratus.

Im Gegensatz zu diesen zeigen aber andere Algen der Nordmeere eine ganz ausgeprägte Periodizität, die sie häufig den Jahreszeiten viel schärfer anpaßt, als das bei den früher erwähnten kleineren Formen der Fall war. Andere als die erwähnten Fucus-Arten bevorzugen als Fruktifikationszeit den Herbst. Von Pelvetia, Himanthalia u. a. erhielt ich an der norwegischen Küste Ende August und Anfang September reichliche Mengen von Spermatozoiden und Eiern.

Auch manche Laminariaceen mögen um jene Zeit fruchten, die meisten von ihnen aber haben die Zeit der Sporangienreife auf den Winter verlegt, sie beginnen z. B. nach Kuckuck bei Helgoland die Entwickelung der Sori Ende Oktober und entleeren die Sporangien bis zum April; um diese Zeit ist auch das junge Laub fertiggestellt, dessen Entwickelung Ende Dezember oder Anfang Januar begann. An den norwegischen Küsten ist die Periodizität der Laminarien, Alarien usw. eine ähnliche (vgl. Wille).

Ihnen schließt sich Furcellaria fastigiata an, die auch nur im Winter fruchtet, ferner Desmarestia aculeata, Cladostephus spongiosus usw. Nach Söderström und Kuckuck entstehen die Assimilatoren dieser Algen im Winter oder ersten Frühling, bleiben während des Sommers, um dann zu schwinden; und nun entwickelt die Pflanze im Winter Sporangien.

Ihnen schließen sich Delesseria sanguinea u. a. an, die häufig in Gesellschaft der Furcellaria u. a. leben. Die Rippen älterer Sprosse der Delesseria sind im Januar—Februar (Kuckuck, Kolkwitz) allein vorhanden, aus ihnen brechen dann um die genannte Zeit bei Helgoland zahlreiche junge Triebe hervor, welche bis Mai zu den breiten Blattformen heranwachsen. Später verblaßt das Laub und geht endlich zugrunde, nur die Mittelrippe bleibt. Aus ihr gehen dann im Herbst die kleinen Triebe mit den Sexualorganen (1, 713) hervor, welche im Januar—Februar entleert werden. Auch von Rhodomela subfusca und manchen anderen sind im Sommer nur struppige Sprosse vorhanden, welche im Winter austreiben und im März—April fruchten.

Die erwähnten Algen sind nun teilweise dieselben, welche Kjellman in der Mosselbay (Spitzbergen) während der monatelangen Polarnacht fruktifizierend fand. Delesseria sinuosa z. B. brachte in der dunklen Zeit aus seinen isolierten Blattrippen neue Sprossen und vorher wohl schon Fortpflanzungsorgane hervor, letztere wurden in großen Mengen aus den Stümpfen der Rhodomela tenuissima entwickelt, ebenso entstanden während dieser Zeit Sporangien an Laminarien (digitata u. a), Elachistea, Chaetopteris plumosa usw.

Das alles erscheint äußerst merkwürdig, kann aber doch wohl verstanden werden, wenn man sich vergegenwärtigt, daß in der Nord- und

Ostsee ebensowenig wie in den Polarmeeren die Sprosse der Furcellaria, das Laub der Laminarien oder die Assimilationsfäden der Desmarestia usw. während des Sommers untätig sein werden; sie assimilieren und liefern Reservestoffe, die z. B. bei Furcellaria in riesiger Menge ungemein leicht gefunden werden. Im Winter werden dann auf Kosten der Reservestoffe die Fortpflanzungsorgane gebildet. Dazu, sowie zum Austreiben, bedarf es des Lichtes nicht. Ist es wie in den Meeren mittlerer Breite vorhanden, so mag es immerhin die Entwickelung fördern, aber wir begreifen doch auch, daß selbst in diesen Regionen die Sporangien usw. häufig »gerade zur Zeit der kältesten und kürzesten Tage«, die ohnehin oft genug sehr trübe sind, erscheinen. Die Vorgänge erinnern an das, was von zahlreichen Tropenpflanzen bekannt ist, welche ihre Blüten und Früchte zu einer Zeit produzieren, in der die Blätter wegen Trockenheit oder aus irgend einem anderen Grunde abgefallen sind.

Das alles aber muß sich als eine zweckmäßige Anpassung an kurze Sommer und lange, event. lichtlose Winter von selbst zu erkennen geben. Die warme und vor allem die lichtvolle Zeit reicht gerade aus, um eine ausgiebige Photosynthese zu ermöglichen. Alle anderen Funktionen werden auf Zeiten verlegt, in der die Lichtarbeit herabgesetzt oder ausgeschlossen ist.

Damit ist schon gesagt, daß nur langlebige Formen für solche Dinge in Frage kommen. Tatsächlich haben wir es mit Tangen zu tun, die mindestens »biennes«, meistens aber vieljährig sind. Darauf wies bereits Schimper in seiner Pflanzengeographie hin. Kurzlebige Arten vollenden noch rasch vor der ungünstigen Zeit ihren Lebenslauf und überstehen letztere in Form von Dauerzellen oder vermöge anderer später zu besprechender Einrichtungen.

Schon beim Vergleich benachbarter Meere ergibt sich, daß die Vegetationsperioden nicht genau zusammenfallen, dieselbe Art erscheint an einem Ort etwas früher, am anderen etwas später, gelegentlich können sogar große Differenzen eintreten, z. B. gibt Kjellman Dumontia filiformis für Dezember und Januar im Skagerrak an. Reinke und ich dagegen sahen sie in der Ostsee im März—Mai. Ähnliche Beispiele gibt es viele.

Außer solchen Sprüngen lassen sich mehr gesetzmäßige Unterschiede insofern wahrnehmen, als die Frühlingsflora im Süden zeitiger beginnt als im Norden, was ja ungemein verständlich ist. Bei Neapel ist eine solche schon im Februar gut entwickelt, an deutschen Küsten beginnt sie kaum vor März-April, in den Polarmeeren nicht vor Mai-Juni.

Derartige Verschiebungen in der Vegetationsperiode werden besonders dann auffallend bemerkbar, wenn es sich um die nämliche Spezies handelt. Myriotrichia repens erscheint nach Kuckuck bei Neapel schon im Februar, bei Rovigno im April-Mai, an der englischen Küste aber erst im August. Cutleria multifida (vgl. 1, 470) ist im Mittelmeer Winterpflanze (Dezember bis April), an der englischen Küste Sommerpflanze (Juli); und umgekehrt fruchtet die zugehörige Aglaozonia bei Neapel im Spätherbst, in England im Oktober—November, außerdem im März—April; vor Helgoland im Juli bis August.

Ähnliche Beispiele werden sich mit der Zeit wohl noch mehr finden, und gerade sie dürften geeignet sein, ein Licht auf die verschiedenen Faktoren zu werfen, welche das zeitliche Auftreten der Algen regeln.

üßwasser. Die Süßwasseralgen besitzen in ihrem periodischen Auftreten mancherlei Ähnlichkeit mit den litoralen Meeresalgen. In den größeren Seen der gemäßigten Zonen (Bodensee, Schweizer Seen usw.) beginnt auch im

März-April je nach dem Schwinden des Eises eine Frühlingsflora von kleineren Algen, etwas später folgt der Charen- und Nitellen-Gürtel, den wir auf S. 194 erwähnten. Letztere gehen im Herbst zugrunde, vielfach unter Bildung der bekannten Knöllchen. Um diese Zeit kann noch eine, wenn auch oft spärliche Herbstflora auftreten. Eine typische Winterflora gibt es, soweit mir bekannt, nicht im Süßwasser.

Auch in kleineren Gewässern tritt eine Frühjahrsflora sehr deutlich in die Erscheinung. Oft schon im Februar entwickeln sich in den stark fließenden Bächen und Flüssen Ulothrix, Oedogonien, Hydrurus, Vaucherien, Lemanea, event. auch Spirogyra, etwas später folgen in mäßig strömendem Wasser Stigeoclonium, Batrachospermum u. a. Alles das geht im Sommer stark zurück oder schwindet für oberflächliche Betrachtung ganz, im Herbst aber tauchen manche der obengenannten Vertreter von neuem auf, und Klebs berichtet z. B. von Ulothrix zonata, daß sie vom Herbst bis zum Winter aushalte, d. h. bis zur Zeit der Eisbildung in den Bächen usw.

Im Winter bleibt auch in den Bächen nicht gerade viel erhalten, doch sind in ihnen wohl die chantransioiden Jugendstadien der Batrachospermen und Lemaneen stets zu finden. Diese Algen erinnern auch in der Lebensweise am meisten von allen Süßwasserformen an Meeresalgen wie Desmarestia, Delesseria, Fucus, wenn sie auch etwas andere Zeiten einhalten. Nach Atkinson haben die Lemaneen in Nordamerika im Frühling resp. Frühsommer reife Sporen, Sohle und chantransioide Fäden entstehen aus den sofort keimenden Sporen bis zum Herbst. Schon im Winter beginnt die Bildung der Borsten, die von Januar bis März Sexualorgane produzieren. Für Europa wird wohl im wesentlichen das gleiche gelten, wenigstens fand Herr Maillefer bei Freiburg die ganz jungen Lemaneaborsten an den Pseudochantransien zu Anfang Februar. Auch Batrachospermum scheint mir nach Sirodots Angaben sich ähnlich zu verhalten. Doch bedarf das der Prüfung, und untersucht muß auch werden, wie oft die gleiche Sohle Langtriebe produzieren kann.

Für Gräben, Tümpel usw. gilt mutatis mutandis dasselbe wie für Seen oder Bäche. Auch in ihnen sucht man mit besonderem Erfolg im Frühjahr nach Algen. Doch ist der Herbst nicht ausgeschlossen, denn Fritsch zählt z. B. eine Anzahl von Algen auf, welche in Kiew im Spätsommer und Herbst erscheinen. Natürlich geht das an anderen Orten nicht anders, und zu den typischen Herbstalgen gehört nach meinen Erfahrungen u. a. Hydrodictyon. Ich habe sie in Nord- und Süddeutschland fast immer ungefähr im September beobachtet, oft in solchen Quantitäten, daß sie ganze Gräben füllte. (Vgl. Cooke.

Verschiebungen der Vegetationsperioden lassen sich im Süßwasser ebenso demonstrieren wie im Seewasser, z. B. fruchtet Coleochaete pulvinata in der Rheinebene etwa im Juni, im Titisee bei ca. 850 m Meereshöhe aber erst im September und Oktober.

Außerdem weist Stockmayer darauf hin, daß im gleichen Gebiet die Flora kälterer Bäche gegen die wärmerer oft um eine bis mehrere Wochen zurückbleibt, obgleich keine Differenzen in der Zusammensetzung der Algengenossenschaften gegeben sind.

Je kleiner aber die Wasserbehälter werden, um so unregelmäßiger werden vielfach auch die periodischen Erscheinungen der Vegetation, und ob man in Pfützen, Felslöchern usw., die nur gelegentlich von Wasser gefüllt werden, noch von einer Periodizität reden darf, ist mir zweifelhaft.

2. Plankton.

Das Plankton folgt vielfach denselben Regeln wie das Benthos. Für holsteinische, Schweizer und andere Seen, für die amerikanischen Süßwässer usw. berichten Apstein, Zacharias, Schröter, Schröter und Kirchner, Amberg, Bachmann, Fuhrmann, Huitfeld-Haas, Whipple und viele andere Autoren, die wir unmöglich alle erwähnen können, daß in ihnen ein Frühlings- und ein Herbstplankton mit großer Schärfe bemerkbar wird, und nicht einmal im Nyassasee fehlt eine Periodizität (Schmidle). Speziell die Diatomeen zeigen in unseren Breiten ein Maximum der Entwickelung im April und Mai, ein zweites im Oktober—Dezember, während der Hochsommer arm ist. Das schließt natürlich Planktonalgen in den übrigen Monaten nicht aus, einzelne Komponenten der Frühlingsflora z. B. bleiben leicht bis in den Sommer erhalten; Bestandteile der Herbstflora können auch schon vorzeitig erscheinen usw. Ohnehin gilt das alles nur für die Summe des Planktons, das man »quantitativ« zu bestimmen bemüht ist. (S. unten.) Einzelne Arten fallen immer, genau wie im Benthos, aus dem Rahmen der Massenerscheinung heraus. Das geht z. B. aus den Angaben von Lemmermann über das Zwischenahner Meer (Oldenburg) hervor. Hier dominiert Melosira im Januar-Februar, Asterionella und Coelosphaerium im März, Pediastrum clathratum im Mai, Schizophyceen im Juni. Coelosphaerium u. a. erscheinen vom Oktober bis zum Dezember noch einmal. Daneben gibt es »perennierende« Planktonten das ganze Jahr hindurch, z. B. Pediastrum-Arten usw. Ganz ähnliches berichtet Lauterborn für die Altwässer des Rheines bei Ludwigshafen-Mannheim. Hier sind ebenfalls mancherlei Formen in großen Mengen während des Winters vorhanden und nachweisbar, unter ihnen Dinobryon. Dieses beginnt zu Anfang des Jahres eine erhebliche Vermehrung und erreicht sein erstes Maximum im April oder Anfang Mai, sein zweites im September. Der Flagellat wird dann im Juni von Asterionella erstmalig abgelöst, zum zweiten Mal im Oktober. Im Sommer (Juli, August) kommt dann Ceratium hirundinella massenhaft zum Vorschein, verschwindet aber in der kalten Hälfte des Jahres, es hat also nur ein Maximum und erinnert in mehr als einer Beziehung an das kurzlebige Benthos des Nordens.

Im Meere wiederholt sich vieles in ganz analoger Weise. Gran, der auch die ältere Literatur berücksichtigt, zeigt, wie in den an Norwegen grenzenden Meeren neben einigen kleineren wiederum die obenerwähnten beiden Diatomeen-Maxima auftreten, wobei allerdings zu berücksichtigen ist (s. auch Cleve), daß zu den verschiedenen Zeiten Planktonten verschiedenen Ursprunges in die Erscheinung treten. An Lauterborn's Befunde erinnern dann Murray's Angaben über die schottischen Gewässer; in diesen beherrscht im März und April Sceletonema vollständig die Situation, es schwindet später fast völlig, nur an gewissen Orten (Loch Etive) tritt es im August nochmals ungemein reichlich auf, jedoch in ca. 8—10 m Tiefe, während es im Frühling an der Oberfläche erschien. Im Sommer tauchen dann in manchen Fjorden Schottlands noch Chaetoceras curvisetus u. a. in außerordentlicher Üppigkeit auf, so daß man hier wie in anderen Fällen von einer lokalen Planktonflora reden kann.

Von Interesse ist weiter, daß nach Gran das Planktonleben in den polaren Meeren an der Oberfläche von Ende September bis Mitte Mai wie

ausgestorben ist. Von diesem Zeitpunkte an entwickelt es sich zuerst in den oberflächlichen Zonen und steigt bis zum Herbst in Tiefen von 60—80 m hinab.

Das Plankton ist danach zu den verschiedenen Zeiten gleichsam geschichtet und solche Schichtungen, finden sich in süßem Wasser wieder. Nicht bloß kann man nachweisen, daß in einem gegebenen Moment gewisse Arten an der Oberfläche, andere in mehr oder weniger großen Tiefen vorkommen, sondern man kann auch zeigen, daß die verschiedenen Spezies zu den verschiedenen Zeiten im Wasser auf- und absteigen. Darüber haben Fuhrmann, Amberg, Lozéron u. a. (s. a. Bachmann's Zusammenstellung) berichtet. Besonders letzterer wies darauf hin, daß diese Tiefenverteilung offenbar in erster Linie zusammenhängt mit dem Sinken kälteren, dem Steigen wärmeren Wassers, das ja besonders im Herbst einsetzt. Ob das der einzige Grund für obige Erscheinung ist, mag dahingestellt sein.

Ein förmlicher »Planktonregen« kann zustande kommen, wenn in den oberen Wasserschichten zahlreiche Planktonten absterben oder doch geschädigt werden. Derartiges sah z. B. Lozéron im Zürichsee im Mai-Juni.

Alles dieses kann sich dann kombinieren mit einer täglichen Schwankung der »Planktonhorizonte«, die mehrfach Erwähnung findet, und zwar handelt es sich hier nicht bloß um aktiv bewegliche, sondern auch um passiv schwebende Formen.

Treten die erwähnten Diatomeen und Flagellaten massenhaft auf, so färben sie ev. das Wasser selbst auf große Flächen hin, im kleinen aber sind die periodisch auftretenden Wasserfärbungen auch nicht selten, und fast jeder Botaniker hat schon das Ergrünen von Teichen, Tümpeln usw., besonders im Sommer, beobachtet. O. Zacharias führt eine Anzahl von Fällen auf, in welchen bald Chorella, Golenkinia, Polyedrium, Pediastrum, bald Carteria, Eudorina, Euglena usw. die mehr oder weniger reine Ursache dieser Erscheinungen waren. Daneben kommen Rotfärbungen vor, die in den oft genannten Alpenseen (s. z. B. Thomas) durch farbige Euglenaceen, gelegentlich auch durch rote Oscillarien bedingt sein können. Letztere verursachen z. B. das Erscheinen des »Burgunder-Blutes« im Züricher und anderen Schweizer Seen (s. Zacharias, Bruns). Die ganze Literatur über diese Fälle aufzuführen, beabsichtigte ich nicht, und ebenso konnte ich aus der äußerst umfangreichen Plankton-Literatur nur einiges herausgreifen, was mir instruktiv erschien.

Ich muß aber noch auf eins zurückkommen.

Wenn eine Diatomeen- usw. Art zweimal im Jahre auftaucht, so braucht das nicht genau in derselben Form zu erfolgen. Schröter und Vogler z. B. fanden bei Fragillaria crotonensis etwas, was man, mit einigen Fragezeichen freilich, als Saisondimorphismus bezeichnen könnte. Von dieser Diatomee dominieren die Varietäten curta und media im Züricher See bis zum Juli; dann treten sie stark zurück und werden im August-September ersetzt durch die var. subprolongata. Die Vorgänge stimmen aber nicht in allen Schweizer Seen genau überein (s. a. Bachmann), und daraus ergibt sich schon, daß alle diese Erscheinungen recht kompliziert sein können (s. z. B. Lemmermann). Die Sache ist ohnehin noch nicht geklärt, aber der erwähnte Fall ist nicht der einzige. Wir erzählten in 1, 122, daß Melosiren plötzlich ihre Form ändern. Gran fand ähnliches bei Rhizosolenien. Rhizosolenia hebetata wird plötzlich zur Rh. semispina, die man häufig als besondere Art ansprach. Die hebetata-Form ist im Winter, die semispina-Form im Frühling und Sommer häufiger.

»Saisondimorphismus.«

Endlich hat Lauterborn darauf hingewiesen, daß Ceratium Hirundinella im Frühjahr breite Formen mit drei divergierenden Hörnern am Unterende zeigt, im Sommer aber schmale Gestalten, an welchen ein Horn verkümmert ist. Wesenberg-Lund hat analoge Fälle bei Tieren besprochen.

3. Ursachen der Periodizität.

Versucht man nun, sich über die Ursachen der Periodizität in der Entwickelung der Algen klar zu werden, so muß man wohl zunächst alle die allerdings sehr zahlreichen Fälle ausschalten, in welchen einzelne Algenarten oder auch Gruppen von solchen rapide und in Mengen auftauchen, um ebenso rasch zu verschwinden. Wo solches noch dazu bald in der einen, bald in der anderen Jahreszeit erfolgt, ist vorläufig die Aussicht gering, präzise Aufschlüsse zu erhalten. Ich erinnere nur an die Wasserblüten, die sich keineswegs jedes Jahr mit Deutlichkeit bemerkbar machen, oder an Volvox, der fast in jeder Jahreszeit einmal massenhaft beobachtet wurde, ohne daß man Gründe für sein Erscheinen aufführen könnte.

Der regelmäßig mit einiger Konstanz wiederkehrende Wechsel von Ruhe und Wachstum bei den Algen kommt teils auf Rechnung des Lichtes, teils auf Konto der Temperatur. Wie aber im speziellen Falle die beiden Faktoren angreifen, ist schwer zu sagen, weil besonders über die Wirkungen der Temperatur (vgl. S. 186) exakte Angaben nicht vorliegen. Würde man nur aus den wenigen Kulturerfahrungen einen Schluß ziehen, nach welchen viele Algen recht erhebliche Temperaturdifferenzen ohne weiteres ertragen, so würde man Wärme oder Kälte als entscheidende Faktoren überhaupt nicht anerkennen wollen, das wäre aber doch wohl verfehlt.

Immerhin hat Berthold auf Grund seiner Beobachtungen im Neapler Golf geschlossen, daß hier die Temperatur die Periodizität der Algen nicht stark beeinflusse, und wenn man das berücksichtigt, was wir oben (S. 194) über die Ursachen der Algenverteilung im Golf berichteten, wenn man ferner in Rechnung zieht, wie oft die kurzlebigen Algen jener Gebiete den Veränderungen des Lichtes mit der Jahreszeit sehr genau folgen, ohne wesentliche Rücksicht auf die herrschende Temperatur, so kommt man tatsächlich zu dem Schlusse, daß die Massenentwickelung im Frühjahr erfolgt, weil um diese Zeit den meisten Algen das Licht zusagt, während es im Hochsommer zu grell wird und nur für gewisse, spezifisch befähigte Formen unschädlich bleibt. Sinkende Lichtintensität im Herbst würde dann wiederum auch niedrig gestimmten Formen das Fortkommen ermöglichen.

Auch in nördlicheren Meeren greift zweifellos der Wechsel der Lichtstärken im Winter, Frühling und Sommer bestimmend oder gar dominierend in den Gang der Ereignisse ein. Das ergibt sich aus den Kulturen und aus mancherlei kleinen Beobachtungen, z. B. macht Kuckuck darauf aufmerksam, daß bei Helgoland Delesseria sanguinea und auch andere Algen (z. B. Laminarien) ihr Wachstum im Januar-Februar beginnen, zu einer Zeit, in welcher die Belichtungsdauer ständig wächst, während die Temperaturkurve, die bei Helgoland Ende Februar ihren niedrigsten Punkt erreicht, noch sinkt. Ähnliches ist wohl auch an den Tangen der Nordmeere nachzuweisen und gilt mit geringen Änderungen auch für die Ostsee usw.

Doch wir sahen schon, daß zu diesen Winteralgen die Tange der oberen Litoralregion in einem gewissen Gegensatz stehen, indem sie in der kalten Zeit auch dort stark zurückgehen, wo von einer mechanischen Wirkung des Eises (S. 173) nicht mehr die Rede sein kann. Da muß wohl die Temperaturerniedrigung als solche eine Rolle spielen, und es ist ja auch altbekannt, daß die obersten Wasserschichten den Veränderungen der Lufttemperatur ziemlich weitgehend folgen, während schon in relativ geringer Tiefe der Einfluß der Luftwärme stark reduziert ist. So kann ja im Winter eine inverse Schichtung (Forel) des Wassers zustande kommen, indem in gewisser Tiefe wärmeres Wasser gefunden wird als an der Oberfläche. Aus dieser Tatsache kann man manches für die Algen schließen, doch wird man vorsichtig sein müssen, weil die Anordnung der Algen im Winter durchaus nicht genau den Temperaturen der inversen Schichtung entspricht.

In Temperaturherabsetzung hat es wohl auch zum Teil seinen Grund, wenn die Süßwasserflora im Winter etwas kärglich ausfällt, wie das überall, nicht bloß in Bächen usw., sondern auch in größeren Seen zu beobachten ist (s. oben).

Ob in gleicher Weise die Temperatursteigerung im Hochsommer die Vegetation hemmt, oder die erhebliche Lichtfülle jener Jahreszeit, läßt sich für das Süßwasser-Benthos ebensowenig entscheiden, wie für das Plankton, das im übrigen auch zweifellos unter direkten und indirekten Wirkungen der Temperaturen steht, wie das aus den Angaben der S. 186ff. genannten Autoren genügend hervorgeht. Doch ist mit absoluter Sicherheit auch hier nichts zu sagen.

4. Dauerzustände.

Aus dem, was wir soeben über die verschiedenen Perioden der Algenentwickelung berichtet haben, ergibt sich, daß für die einen der Winter, für die anderen der Sommer die ungünstige Zeit ist, welche überstanden werden muß; man kann danach wohl von einer Überwinterung und einer Übersommerung reden, so ungewohnt auch der letzte Ausdruck sein mag.

Landalgen, wie Oedocladium, Protosiphon, Botrydium verhalten sich in diesem Punkte den höheren Landpflanzen durchaus analog, die Zygoten der beiden ersteren sind ausdauernd, und es existieren bei allen Gattungen Dauerzellen (Hypnakineten resp. Hypnocysten, welche man den Knollen usw. an die Seite stellen kann.

Bei den Algen des Süßwassers kehren nun häufig Hypnozygoten wieder, besonders bei denen, welche dem Wechsel der Jahreszeiten im seichten Wasser stark ausgesetzt sind oder gar mit dem Austrocknen rechnen müssen. Ich erinnere nur an Ulothrix, Oedogonium, Characeen, Coleochaete, Volvocinen, Conjugaten usw. Die derbe Membran der Zygoten, verbunden mit dem häufig auftretenden Hämatochrom hilft über alle Unbilden des Winters oder Sommers hinweg.

Bei der Mehrzahl der Meeresalgen ist das anders; im Gegensatz zu den Oosporen der Vaucheria u. a. keimen die Zygoten von Bryopsis, Codium, Dasycladus usw. sofort, ohne jede Ruhepause; dasselbe gilt von den befruchteten Eiern der Ectocarpeen, Fucaceen usw. ebenso wie von denen der Florideen, und aus kaum einer dieser Algengruppen sind auch andere ausdauernde Einzelzellen irgendwelcher Art bekannt, nur Acetabularia und einige wenige andere Meeresalgen machen eine Ausnahme;

sie nähern sich sogar den Landalgen, indem sie die Basalblasen bilden, die physiologisch Knollen gleichen. Diese Formen leben ja aber auch vorzugsweise im Hochsommer.

Der Hauptmasse der Meeresalgen schließen sich die Süßwasserflorideen und die Diatomeen an, mögen letztere im Süß- oder im Salzwasser leben. Höchstens bei Chaetoceras und einigen anderen (1, 130), speziell bei Planktonten, konnten wir Dauerformen erwähnen (s. a. Gran).

Wie überstehen nun die zahlreichen Algen, denen spezifisch ausgerüstete Dauerzellen fehlen, die ungünstigen Zeiten?

Selbst wenn bei manchen Diatomeen noch Dauersporen gefunden werden sollten, ist doch kaum zweifelhaft, daß zahlreiche Arten derselben mit Hilfe der gewöhnlichen vegetativen Zellen, die ja freilich sehr resistent sind, sich über schlechte Zeiten hinweghelfen. Mögen auch Scharen derselben zugrunde gehen, einige robuste Zellen bleiben schon erhalten, besonders dann, wenn sie irgendwo einen Schutz finden.

Prinzipiell kaum anders ist die Art, wie Pilayella (Ectocarpus) litoralis den Sommer übersteht. Im Juni etwa gehen zahlreiche Büschel derselben, welche vorher fruktifiziert hatten, zugrunde, manche aber bleiben auch (z. B. im Schutz von Fucus-Büschen) erhalten. Sie wachsen nicht bis zum Herbst und sehen recht heruntergekommen aus, dann aber sind sie befähigt, unilokuläre Sporangien zu erzeugen. Den Winter halten sie nicht immer mehr aus. Diesen und anderen Ectocarpeen ähnlich verhalten sich Cladophoren usw., sowie auch manche Florideen.

Solche Fälle leiten dann hinüber zu den perennierenden Arten, bei welchen nur wenige altersschwache Individuen, gelegentlich auch jüngere durch »Unfälle« zugrunde gehen, bei denen im übrigen aber der ganze vorhandene Bestand erhalten bleibt. Dazu gehören die Fucaceen, sowohl diejenigen, welche das ganze Jahr fruchten und wachsen, als auch die, welche jene Funktionen periodisch verrichten. Die eintretenden Veränderungen sind oft kaum sichtbar, nur bei genauerer Betrachtung findet man die wachsenden Spitzen heraus, die sich von den ruhenden durch Konsistenz und Farbe etwas unterscheiden.

Dasselbe trifft u. a. für Furcellaria fastigiata und für Phyllophora membranifolia zu. Wachsende Individuen der letzteren Art unterscheiden sich nur durch eine hellere Färbung des Laubrandes von den ruhenden.

Das ist schon etwas anders bei Phyllophora Brodiaei; die Ränder der Sprosse, welche zeitweilig ihr Wachstum sistierten, treiben nach Darbishire (Fig. 524, 2) nur lokal aus, und demnach heben sich die jungen Sprosse durch einen relativ schmalen Stiel von den älteren ab.

Prinzipiell verschieden von solchen Vorgängen sind die Lauberneuerungen der Laminarien nicht; daß solche interkalar erfolgen, tut an sich nichts zur Sache. Manche Laminarien klingen sogar an Phyllophora membranifolia an; wir sahen (1, 428), daß bei einigen die Einschnürung zwischen altem und jungem Laube fehlt. Man unterscheidet die beiden letzteren nur an der Konsistenz.

Wenn wir berichteten, daß die großen Fucaceen in toto perennieren, so schließt das nicht aus, daß einzelne Glieder derselben periodisch abgeworfen werden, besonders bei den weit differenzierten Formen. So werden überall die fruchttragenden Ästchen alsbald nach der Entleerung beseitigt. Das kann man bei Halidrys, Ascophyllum, ev. auch bei Cystosiren (s. Valiante), Sargassen usw. mit Leichtigkeit beobachten und ebenso den Ersatz an anderer oder an gleicher Stelle verfolgen. Letzteres trifft z. B. bei Ascophyllum zu, wo die absterbenden Fruchtsprosse aus den Randgruben heraus ersetzt werden.

Ähnlicher Sproßersatz kommt bei den Florideen vor, z. B. bei Ptilota serrata J. Ag. (Pterota plumosa Cramer) und deren Verwandten nach Cramer. In Fig. 524, *1* sind die dunkel gehaltenen Sprosse zwei, die hellen ein Jahr alt; letztere sind bei Beginn der neuen Vegetationsperiode entwickelt und stellen z. T. wirkliche Adventiväste vor, welche aus Rindenzellen hervorgehen; z. T. aber geht bei den sehr regelmäßig angeordneten

Fig. 524. Ersatzsprosse. *1 Ptilota serrata (Pterota plumosa)* n. Cramer. *2 Phyllophora Brodiaei* n. Darbishire. *3 Cryptonemia Lomation* n. Berthold. Die jüngeren Sprosse sind hell gehalten.

Langtrieben (Fig. 524, *1* die Entwickelung zurück auf Astanlagen resp. Scheitelzellen, die bereits im Vorjahr angelegt, aber damals nicht entwickelt waren. Cramer (**1**, 647) schildert das eingehend. Soweit ich sehe, kann sich der genannte Prozeß unter Abwerfen älterer Teile mehrere Jahre nach einander wiederholen, und damit ist ein Zuwachs gegeben wie bei höheren perennierenden Pflanzen.

Auch die »ruhenden« Augen der Desmarestia (**1**, 360) erinnern an diese.

Mit Phyllophora Brodiaei hat nach Berthold's Angaben Cryptonemia Lomation (Fig. 524, *3*) insofern Ähnlichkeit, als die jungen Sprosse gegen

die älteren scharf abgesetzt sind. Die Sache aber wird hier dadurch kompliziert, daß sich an der Basis der Laubflächen Rippen sekundär entwickeln, welche bestehen bleiben, wenn die Flächen zugrunde gehen. Das Rippengewebe überwallt seitlich die abgestorbenen Teile, und so kommen annähernd runde Stiele zustande, welche später die jüngeren Laubflächen tragen. Auch »Jahresringe« werden hier beobachtet. Berthold schildert die Dinge im einzelnen.

Solche Formen leiten hinüber zu dem, was wir (S. 203) von Delesseria, Rhodomela u. a. berichtet haben, welche nach Abwerfen der assimilierenden Teile in Gestalt struppiger Sproß- oder Rippenreste übersommern. Auch Polysiphonien usw. usw. verhalten sich analog.

Nun mögen Fälle folgen, in welchen nur die basalen Regionen der Pflanzen in der schlechten Zeit übrig bleiben. Berthold berichtet, daß von Bangia zeitweilig nur die unteren Teile der Sprosse vorhanden sind, daß diese aber bei günstigem Wetter wieder austreiben. Nicht viel anders leben andere Algen der litoralen Region, z. B. Enteromorphen usw., sowie auch Gracilaria. Thuret und Bornet geben an, daß die fruchtenden Sprosse zu bestimmter Zeit in einiger Entfernung über der Haftscheibe absterben. Aus den zurückbleibenden Stümpfen gehen in der nächsten Vegetationsperiode, meist seitlich, neue Fruchttriebe hervor, und das wiederholt sich mehrere Jahre hindurch. Infolgedessen sieht man an älteren Stümpfen oft mehrere Etagen von Sproßresten über einander.

Bei Dumontia filiformis bleibt nach Reinke von den aufrechten Sprossen, die in der Ostsee im Mai-Juni fruchten und dann absterben (vgl. S. 204), nur die Haftscheibe übrig, aus welcher dann später neue Sprosse hervorgehen, wie das Brebner schildert (1, 573).

Berthold deutet ähnliche Dinge für manche Cryptonemiaceen an und aus Darbishire's Angaben darf man entnehmen, daß bei Phyllophora nach Überwallung der alten Sproßstümpfe (Fig. 328, **1**, S. 543) aus den Haftscheiben neue Sprosse hervorgehen können. Andere Algen dürften diesem Beispiel folgen.

Im Grunde kommt es auf das gleiche hinaus, wenn endophytische Algen mit Hilfe der die Wirtspflanze interzellular durchwuchernden Fäden perennieren. Sie streifen nach beendeter Fruchtzeit alles ab, was über den Wirt hervorschaut, und sind nun freilich für schlechte Zeiten so lange gesichert, als der erstere sie aushält, und der wird meistens so gewählt, daß er viel aushält. Ich erinnere in dieser Beziehung an Aerochaete parasitica, Ectocarpeen, Florideen usw., die wir in einem späteren Abschnitt behandeln.

Da die beweglichen und unbeweglichen Fortpflanzungszellen der Meeresalgen und der mit ihnen korrespondierenden Süßwasserformen sofort keimen, wie wir schon mehrfach erwähnten, bedürfen sie eines Schutzes nicht, nur gelegentlich wird ihnen ein solcher zuteil. Brand z. B. weist darauf hin, daß die Karposporen der Lemanea Trockenperioden der Bäche eine gewisse Zeit überstehen, solange sie noch in den borstenartigen Sprossen eingeschlossen sind. Die Zellen der »Borsten« bilden beim Eintrocknen eine schützende Decke über die Sporen. Letztere quillt bei reichlicher Wasserzufuhr und läßt nun die Karposporen frei.

Solche Fälle sind indes selten, sehr häufig dagegen ist eine Überwinterung oder Übersommerung mit Hilfe von Jugendstadien.

Juranyi berichtet, daß die Oosporen von Oedogonium diplandrum sofort keimen, daß dann aber die Keimpflanzen überwintern.

Zahlreiche Ectocarpeen müssen in ähnlicher Weise ausdauern. Ich sah

häufig im Spätherbst noch Zoosporen derselben keimen. Im Winter waren dann an den Standorten, z. B. auf Fucus-Sprossen usw., nur kriechende Fäden sichtbar, diese trieben im Frühling aus.

Als Überwintern im Jugendstadium muß man auch wohl das Verhalten der Batrachospermen und Lemaneen betrachten; es unterliegt keinem Zweifel, daß die Sohlen resp. die Pseudochantransien den widerstandsfähigsten Teil der Pflanze darstellen, sie sind offenbar gegen mangelnde Wärme, wie auch gegen unzureichendes Licht relativ unempfindlich.

Weshalb nun die Meeresalgen fast nur mit Hilfe von ganzen Sproßsystemen überwintern oder übersommern, während die Süßwasseralgen meistens derbwandige Dauerzellen irgendwelcher Art bilden, läßt sich mit Sicherheit nicht sagen. Am nächsten liegt die Annahme, daß die relativ gleichmäßige Temperatur, welche in der See zu herrschen pflegt, die zwischen Winter und Sommer besonders in einiger Tiefe nicht übermäßig große Wärmedifferenz, solche Erscheinungen gezeitigt hat. Dieser Vermutung entspricht es, daß die aus dem Meer mutmaßlich eingewanderten Bachflorideen solche Dauerstadien beibehalten konnten. Die Bäche nämlich haben meistens, dank der Erdwärme, in ihrem Oberlauf auch im Winter eine relativ hohe, im Sommer eine ziemlich niedere Temperatur, während das von stehenden kleinen Gewässern, welche die üblichen Chlorophyceen enthalten, kaum behauptet werden kann. Allein hieraus sind freilich die besprochenen Dinge wohl nicht erklärlich.

Literatur.

Ackermann, K., Beiträge zur physikalischen Geographie der Ostsee. Hamburg 1883. 8°. 399 S.

—— Physische Geographie der Ostsee. 2. Aufl.

Agardh, J. G., Bidrag till kännedomen af Grönlands Laminarieer och Fucaceer. Sv. Vetensk. Akad. Handl. 1872. **10.**

Aitken, J., On the colour of the Mediterranean and other Waters. Proc. of the roy. Soc. of Edinburgh. 1881/82. **11.** p. 472 u. 637.

Amberg, O., Beiträge zur Biologie des Katzensees. Diss. Zürich. 1900.

Apstein, C., Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig 1896.

Archer, Algen und Rhizopoden aus heißen Quellen auf den Azoren. Quart. Journ. of micr. sc. 1874.

—— Notes on some collections made from Furnas Lake, Azores. Journ. of Linn. soc. Bot. **14.**

Areschoug, J. E., Lithoderma fluviatile Aresch. Acta regiae soc. scient. Upsaliens. 3. ser. **10.** p. 22.

Aufsess, O. v., Die Farbe der Seen. Annalen der Physik. 1904. 4. Folge. **13.** p. 678.

Bachmann, H., Cyclotella bodanica (Eul.) var. lemanica O. Müller und ihre Auxosporenbildung. Pringsh. Jahrb. 1903. **39.** p. 106.

—— Das Phytoplankton des Süßwassers. Bot. Ztg. 1904. **62.** p. 80.

Batalin, Fucus vesiculosus in der Newa. Arb. d. St. Petersbg. Ges. d. Naturf. 1884. **15.** p. 104. (Russ.) Just's bot. Jahresber. **13**[1]. p. 381.

Beccari, O., Nelle foreste die Borneo. Viaggi e ricerche di un naturalista. Firenze. 1902. Ref. Bot. Zentralbl. **89.** p. 529.

Benecke, W., Giftwirkungen in Lafar's Handbuch der technischen Mykologie. 1904. **1.**

Berggren, S., Alger från Grönlands inlandis. Kgl. Vet. Akad. Förhandl. 1871. Nr. 2.

Berthold, G., Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. d. Zool. Stat. 1882 **3.** p. 431.

—— Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 569.

Boas, Beiträge zur Erkenntnis der Farbe des Wassers. Diss. Kiel. 1881.

Bokorny, Th., Toxikologische Notizen über einige Verbindungen des Tellur, Wolfram usw. Chem.-Ztg. 1894. **18.** p. 89.

—— Über das toxikologische Verhalten der Pikrinsäure und ihrer Salze, sowie einiger verwandter Stoffe. Das. 1896. **20.** p. 96.

Bokorny, Th., Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien. Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiol. 1896. **64.** p. 262.
—— Die Grenze der wirksamen Verdünnung bei Algen und Pilzen. Biolog. Zentralbl. 1897. **17.**
Boldt, R., Röd snö in finska Lappmarken. Bot. Notis. 1888. p. 233.
Bolochzew, Beobachtungen über das Phytoplankton der Wolga im Jahre 1902. Jahresber. d. biolog. Wolgastation Ssaratow 1903. Ref. Bot. Zentralbl. 1904. **95.** p. 83.
Borge, O., Algologiska Notiser. Zur Kenntnis der Verbreitungsweise der Algen.
Bornet et Flahault. Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. Bull. de la soc. bot. de France. 1889. **36.**
Borscow, E., Über die durch den roten Lichtstrahl hervorgerufenen Veränderungen in den Chlorophyllbändern der Spirogyren. Mélanges biol. de St. Pétersbourg. 1867. **6.** p. 377.
Bouilhac, R., Influence de l'acide arsénique sur la végétation des Algues. Compt. rend. 1894. **119.** p. 929.
—— Recherches sur la végétation de quelques Algues d'eau douce. Das. **129.** p. 1104.
Brand, Über die Vegetationsverhältnisse des Würmsees. Bot. Zentralbl. 1896. **65.**
—— Fortpflanzung und Regeneration von Lemanea fluviatilis. Ber. d. d. bot. Ges. 1896. **14.** p. 185.
Brun, Eau rouge du lac de Neufchatel. Arch. sc. phys. et nat. Genève. 1880. **3.** p. 337.
Brunnthaler, J., Das Phytoplankton des Donaustromes bei Wien. Verh. der k. k. zool.-botanisch. Ges. 1900. **50.**
Bruns, E., Beiträge zur Anatomie einiger Florideen. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. 178.
Bütschli, O., Protozoa. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. **1.**
Bunsen und Roscoe, Poggendorff's Annalen. **101.** p. 237.
Chodat, R., Sur la flore des neiges du col des Écandies. Massif du Mont-Blanc.) Bull. Herb. Boiss. 1896. **4.**
—— R., Étude de biologie lacustre. Das. 1898. **6.** p. 49.
—— R., Sur deux algues perforantes de l'Ile de Man. Das. 1897. **5.** p. 712.
Cleve, P. T., Treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its tributaries, and on the periodical changes of the Plankton of Skagerrak. Upsala 1897.
—— Planktonundersökningar. Redog for de Sv. Hydrogr. Unders. Aren 1893—94.
Cohn, F., Haematococcus pluvialis. Jahresber. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1881. p. 318.
—— Grönländische Thermalalgen. Schles. Ges. 1886. p. 196.
Cooke, Some fresh water Algae. Grevillea. 1882. **11.** p. 75.
Cornu, Fähigkeit der Algen, der Kälte zu widerstehen. Bull. de la soc. bot. de France. 1878. p. 79.
Cramer, C., Über Caloglossa Leprieurii J. G. Ag. Festschr. z. Feier des 50jähr. Dr.-Jubiläums von Nägeli u. Kölliker. Zürich 1891.
Darwin, Ch., Reise eines Naturforschers um die Erde. Übers. v. Carus. 1875.
Devaux, De l'absorption des poisons métalliques très dilués par les cellules végétales. Compt. rend. 1900. **132.** p. 717.
Dittmar, W., Report on researches into the composition of Ocean-Water collected by H. M. S. »Challenger«. Report of the scientific results of the voyage of Challenger 1873—76. Phys. u. Chem. I. 1884.
Drews, Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen bei Schwankungen des Salzgehaltes im Außenmedium. Archiv d. Freunde d. Naturgesch. Mecklenburgs. 1896. Diss. Rostock. 1896.
Engelmann, Th. W., Über die Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen von Oscillatorien. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin 1902/3.
—— Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 1883. **41.** p. 1.
Ernst, A., Siphoneen-Studien IV. Zur Kenntnis des Zellinhaltes von Derbesia. Flora 1904. **93.**
Eschenhagen, Fr., Einfluß der Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum der Schimmelpilze. Diss. Leipzig 1889.
Ewart, A. J., The action of cold and of sunlight upon aquatic plants. Ann. of bot. 1898. **12.** p. 363.
Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biologiques tirés du bull. de l'acad. de St. Pétersbourg. 1867. **6.** p. 277.
—— Die anorganischen Salze als Hilfsmittel zum Studium niederer Organismen. Das. 1871. **7.** p. 226. Vorl. Mitt. Bot. Ztg. 1871. p. 781.
—— Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Pringsh. Jahrb. **6.** p. 1.

Fischer, Alfr., Untersuchungen über Bakterien. Pringsh. Jahrb. 1894. **27.** p. 1.
Flahault, Sur le Lithoderma fontanum Fl., Algue phéosporée d'eau douce. Bull. de la soc. bot. de France. 1883. **30.** p. 106.
Forel, Le Leman. **2.** Lausanne 1895.
—— F. A., Transparenz und Farbe des Bodenseewassers. Bodenseeforschungen V. Schriften des Vereins z. Gesch. des Bodensees. 1893.
—— La Faune profonde des lacs suisses. Neue Denkschr. d. schweiz. Naturf.-Ges. 1885. **29.**
Foslie, Laminarien Norwegens. Forhandl. i. Vidensk. Selsk. i. Christiania. 1884.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904. **62.**
Fritsch, F. E., Algological notes. IV. Remarks on the periodical development of the Algae in the artificial waters at Kew. Ann. of bot. 1903. **17.** p. 274—78.
Fuchs, Pelagische Flora und Fauna. Verh. d. k. k. geol. Reichsanstalt. 1882. p. 49.
Fuhrmann, O., Beitrag zur Biologie des Neuenburger Sees. Biol. Zentralbl. 1900. **20.** p. 85.
Gaidukov, N., Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung von Oscillarineen. Abh. d. kgl. preuß. Akad. d. Wiss. z. Berlin. 1902.
—— Weitere Untersuchungen über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 484.
—— Die Farbenveränderungen bei den Prozessen der komplementären chromatischen Adaptation. Das. **21.** p. 517.
—— Die Farbe der Algen und des Wassers. Hedwigia 1903. **43.** p. 96.
—— Über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarien. Scripta bot. horti Petrop. 1903. **22.** Resumé der früheren Arb.
Gautier, A., Localisation de l'arsenic normal dans quelques organes des animaux et des plantes. Compt. rend. 1902. **135.** p. 833.
Gobi, Ch., Kurzer Bericht über algologische Exkursionen. Arb. d. St. Petersb. Ges. d. Naturf. 1879. **10.**
—— Die Rottange des finnischen Meerbusens. Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg. 1878. 7. sér. **24.**
—— Die Brauntange des finnischen Meerbusens. Das. 1874. 7. sér. **21.**
—— Die Algenflora des Weißen Meeres u. der demselben zunächstliegenden Teile des nördlichen Eismeeres. Das. 1878. 7. sér. **26.** p. 1.
Goebel, K., Über einige Süßwasserflorideen aus Britisch-Guyana. Flora. 1896. **83.** p. 436.
—— Eine Süßwasserfloridee aus Südamerika. Das. 1898. **85.** p. 65.
Göppert, Einwirkung des Frostes auf die Gewächse. Bot. Ztg. 1875. **33.** p. 609.
Golenkin, M., Algologische Notizen. Bull. de la soc. imp. des nat. de Moscou. 1894. Nouv. sér. **8.** p. 257.
Gomont, M., Sur la végétation de quelques sources d'eau douce sous-marines de la Seine-Inférieure. Compt. rend. **138.** p. 221—23. Bull. soc. bot. de France. 1904. **51.** p. 36.
Gran, H. H., Die Diatomeen der arktischen Meere. I. Die Diatomeen des Planktons. Fauna arctica. **3.** p. 511.
—— Diatomaceae of the ice-floes and Plankton of the arctic Ocean. The norwegian North Polar Expedition 1893/96. Nr. 11.
—— Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. on Norwegian fishery- and marine-investigations. **2.** Nr. 5.
—— Hjort, J., Nordgaard, O., Report on norwegian marine-investigations 1895/97. Bergens Museum 1899.
—— Bemerkungen über das Plankton des arktischen Meeres. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 132.
—— Hydrographic-biological studies of the north Atlantic Ocean and the Coast of Nordland. Rep. on Norwegian Fishery and Marine Investigations. 1900. **1.** Nr. 5.
Häckel, E., Planktonstudien. Jena 1890.
Hansen, Ad., Über Stoffbildung bei Meeresalgen. Mitt. d. zool. Station zu Neapel. 1893. **11.** p. 255.
Hansgirg, Beiträge zur Kenntnis der böhmischen Thermalalgenflora. Österr. bot. Zeitschr. 1884. **34.** p. 276.
Hensen s. unter Plankton.
Hjort, J., and Gran, H. H., Hydrographic-biol. Investigations of the Skagerrak and the Christiania Fjord. The Norw. North Polarexpedition 1893/96. Scientific results. 1900. **1.** Nr. 2.
Hüfner, G., Über die Farbe des Wassers. Archiv für Physiologie. Physiolog. Abteil. des Archives für Anatomie und Physiologie. Jahrgang 1891.

Hüfner, G. und Albrecht, Annalen der Physik und Chemie. **42.** 1891. p. 1.
Huitfeld-Kaas, H., Plankton in norwegischen Binnenseen. Biol. Zentralbl. 1898. **18.** p. 17.
Israel und Klingmann, Oligodynamische Erscheinungen an pflanzlichen und tierischen Zellen. Virchow's Archiv f. pathol. Anat. 1897. **147.** p. 143.
Jacobsen, O., Chem. Unters. in: »Ergebnisse der Untersuchungsfahrten S. M. Kabt. ‚Drache' in der Nordsee«.
Janse, J. M., Plasmolytische Versuche an Algen. Bot. Zentralbl. 1887. **32.** p. 21.
—— Die Bewegungen des Protoplasma von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21.** p. 163.
Jolis, Le, Liste des Algues marines de Cherbourg. 2 éd. Paris 1880.
Karsten, Gust., Über die bisherigen Ergebnisse und über die ferneren Aufgaben zur Physik der deutschen Meere. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1896. N. F. **1.** p. 147.
—— George, Delesseria amboinensis. Eine Süßwasserfloridee. Bot. Ztg. 1891. **49.** p. 265.
—— Über farblose Diatomeen. Flora. 1901. **89.** p. 251.
Kjellman, F. R., Végétation hivernale des Algues à Mosselbay (Spitzberge) d'après les observations faites pend. l'expéd. suéd. en 1872/73. Compt. rend. **80.** p. 474. Bot. Ztg. 1875. **33.** p. 770. Kraus, Bemerkungen dazu. Das. p. 771.
—— Über das Pflanzenleben während des Winters im Meere an der Westküste von Schweden. Bot. Zentralbl. 1886. **26.** p. 126.
—— Om Spetsbergens marina klorofyllförande Thallophyter. K. Sv. Vet. Akad. Handlingar. 1877. **3.** Nr. 7.
—— Über die Algenvegetation des Murmanschen Meeres an der Westküste von Nowaja Semlja und Wajgatsch. Nova acta reg. soc. sc. Upsal. Jubelband. 1877.
—— Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerrak. Bihang till kgl. svenska Vetenskaps Academiens Forhandlingar. 1878. **5.**
Klebahn, H., Beobachtungen über Pleurocladia lacustris. A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 93.
Klebs, G., Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum. Bot. Ztg. 1891. **49.** p. 813.
—— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 489.
—— Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. **2.** p. 340.
—— Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
Knudsen, M., og Ostenfeld, C., Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur. Saltholdighed og Plankton paa islandske og grønlandske Skibsrouter i 1898. Kjobenhavn 1898.
Kolkwitz, R., Beiträge zur Biologie der Florideen. Wiss. Meeresunters. 1900. N. F. **4.** Abt. Helgoland.
—— Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von Spirogyra. Schwendener-Festschrift 1899.
Krauss s. Kjellman.
Krok, Bidrag till Kännedomen om Algfloran i inre Oestersjön och Bottniska viken. Kgl. Sv. Vet. Ak. Forhandl. Ofversigt. 1870.
Krümmel, O., Bestimmung des spezifischen Gewichtes des Seewassers an Bord. Ann. d. Hydrographie u. maritimen Metereologie. 1890. **18.**
—— Bemerkungen über die Durchsichtigkeit des Meerwassers. Ann. der Hydrographie u. marit. Metereologie. 1889. **17.** p. 62.
—— Untersuchungen über die Farbe des Meeres. Ergebnisse der Plankton-Expedition Geophysikal. Beobachtungen. 1893. **1c.** p. 89.
—— Die nordatlantische Sargassosee. Peterm. Mitt. 1891. **37.** p. 129.
Kuckuck, P., Über marine Vegetationsbilder. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 441.
—— Neue Untersuchungen über Nemoderma. Wiss. Meeresuntersuch. 1904. **5.** Abt. Helgoland.
Lagerheim, G. v., Bidrag till kännedomen om snöflora i Luleå Lappmark. Botaniska Notis. 1883. p. 230.
—— Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens. N. Notarisia. 1894. p. 650.
—— Die Schneeflora des Pinchincha. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **12.** p. 517.
Lakowitz, Die winterliche Mikrofauna und Mikroflora des Klostersees bei Karthaus, Wpr. — Die niedersten Pflanzen- und Tierformen des Klostersees. Schriften der naturf. Ges. in Danzig. 1900. N. F. **10.** Heft 3.
—— Die Vegetation der Ostsee im allgemeinen und die Algen der Danziger Bucht im speziellen. Das. 1887. N. F. **7.** p. 1.
—— Vegetation der Danziger Bucht. S.-A. aus: Festgabe d. Westpr. Fischereivereins f. d. Teilnehmer des III. deutschen Fischereitages in Danzig 1890.

Lauterborn, R., Über die Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheines und seiner Altwässer. Verh. d. naturhist.-med. Vereins z. Heidelberg. 1893. N. F. **5.** p. 103.
Lemmermann, E., Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 135. 1904. **22.** p. 17.
Loew, O., Sind Arsenverbindungen Gift für pflanzliches Protoplasma? Pflüger's Archiv. 1883. **32.** p. 111.
—— Über Giftwirkungen. Das. 1887. **40.** p. 437.
—— Giftwirkung des destillierten Wassers. Landw. Jahrb. 1891. **20.** p. 235.
—— Wirkung des stickstoffwasserstoffsauren Natriums auf Pflanzenzellen. Sitzungsber. d. bot. Ver. München. Bot. Zentralbl. 1891. **48.** p. 250.
—— Über die physiologischen Funktionen der Kalzium- und Magnesiumsalze im Pflanzenorganismus. Flora 1892. **75.** p. 374.
—— Natürliches System der Giftwirkungen. München 1893.
—— The physiological action of amidosulphonic acid. Journ. of the Coll. of sc. Imp. Univ. Tokyo. Japan. 1896. **11.** p. 273.
—— Bemerkung über die Giftwirkung von Phenolen. Bot. Zentralbl. 1899. **77.** p. 259.
Löwenstein, A., Über die Temperaturgrenzen des Lebens bei der Thermalalge Mastigocladus laminosus Cohn. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 317.
Lohmann, H., Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. 1903. N. F. **7.** Abt. Kiel.
Lorenz, J. R., Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien 1863.
Lozéron, H., La répartition verticale du Plankton dans le lac de Zürich. Diss. Zürich 1902.
Magnus, P., Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Thorea romosissima Bory im mittleren Deutschland. D. bot. Monatsschr. 1898. **16.** p. 17.
Meyer, H. A., Untersuchungen über die physikalischen Verhältnisse des westlichen Teiles der Ostsee. Kiel.
Migula, W., Die Verbreitungsweise der Algen. Biol. Zentralbl. 1888. **8.** p. 514.
Möbius, K., Die äußeren Lebensverhältnisse der Seetiere. Rede, geh. auf d. Vers. d. Naturforscher u. Ärzte zu Hamburg 1875.
Mohn, H., Temperaturverhältnisse im Meere zwischen Norwegen, Schottland, Island und Spitzbergen. Petermann's Mitt. 1876. **22.**
—— Nordhavets Dybder, Temperatur och Stromninger. Den norske Nordhavs-Expedition 1876–78.
Molisch, Ernährung der Algen. II. S.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss. m.-nw. Kl. 1896. p. 105.
—— Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena. 1897.
Montagne, Cryptogamia Guyanensis: Note sur la station insolite de quelques Floridées dans les eaux douces et courantes des ruissaux des montagnes à la Guyane. Ann. sc. nat. bot. 1850. 3. série. **14.**
Moore, G. T., and Kellermann, K. F., A method of destroying or preventing the growth of Algae and certain pathogenic Bacteria in water supplies. U. S. dep. agric. Bureau plant industry. Bull. Nr. 64.
Müller, N. J. C., Untersuchungen über die Diffusion atmosphärischer Gase in der Pflanze und die Gasausscheidung unter verschiedenen Beleuchtungsbedingungen. I. Pringsh. Jahrb. **6.** p. 478. II. Das. **7.** p. 145.
—— O., Bacillariaceen aus den Natrontälern von El Kab (Oberägypten). Hedwigia. **38.** p. 274.
Murray, G., Observations on Plant Plankton. Journ. of bot. 1897. **35.** p. 387.
Nadson, G., Die perforierenden Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Sripta bot. hort. Petropol. 1900. **18.** p. 35.
Nägeli, C. v., Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschr. d. Schweiz. Nf. Ges. 1893. p. 33.
Nathansohn, Al., Über Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Pringsh. Jahrb. 1902. **38.** p. 24.
Natterer, K., Salzhaltige Erd- und Wasserproben aus Persien. S.-Ber. d. Wiener Akad. 1895. **104**[2b]. p. 425.
—— Chemische Untersuchungen im östlichen Mittelmeer. Reise S. M. S. »Pola«. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 1892. **59.** p. 83 u. 101.
Nestler, Die Blasenzellen von Antithamnion plumula usw. Wiss. Meeresunters. 1898. N. F. **3.** Abt. Helgoland.
Noll, F., Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenberg. naturf. Ges. 1890. **15.** p. 101.

Noll, F., Die Farbstoffe der Chromatophoren von Bangia fusco-purpurea. Lyngb. Arb. aus d. bot. Inst. Würzburg. 1888. **3.** p. 489.
Örsted, A. S., De regionibus marinis. Diss. Hauniae 1844.
Okamura in Botan. Magazine 1903.
Oltmanns, F., Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**
—— Notizen über Kultur und Lebensbedingungen der Algen. Flora 1895. **80.** p. 1.
—— Notizen über die Algenflora bei Warnemünde. Archiv d. Freunde d. Naturgesch. in Mecklenburg. 1893. **47.** p. 97.
Pennington, M., A chemico-physiological study of Spirogyra nitida. Publ. of the Univ. of Pensylvania. New series Nr. 2. Contrib. from bot. Laborat. 1897. **1.** p. 203.
Pfeffer, Pflanzen-Physiologie. 2. Aufl.
—— Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuch. aus d. bot. Inst. Tübingen. 1886. **2.** p. 179.
Piccone, A., Nota su alcune alghe della campagna des Corsaro in America. Atti della soc. ligustica di scienze naturali. 1896. **7.** p. 351.
Porter, H. C., Abhängigkeit der Breitlings- und Unterwarnowflora vom Wechsel des Salzgehaltes. Diss. Rostock. 1894.
Pringsheim, N., Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. 1881. **12.** p. 288. Auch Ges. Abh., **4.**
Quinton, R., Dégré de concentration saline du milieu vital de l'Anguille dans l'eau de mer et dans l'eau douce etc. Compt. rend. 1904. **139.** p. 938.
Ray, J., The flora and fauna of snow and see. Scottish Naturalist 1885. p. 122.
Rein, J., Vorkommen von Algen in Thermalwasser von hoher Temperatur. S.-Ber. der niederrh. Ges. z. Bonn 1896.
Reinke, J., Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. 6. Ber. d. Komm. z. Unters. d. deutschen Meere in Kiel. 1889
—— Beiträge zur Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. 1875. **10.**
—— und Darbishire, Kaiser Wilhelm-Kanal im August 1896. Wiss. Meeresunters. 1898. **3.**
Richter, Ad., Anpassung der Süßwasseralgen an Kochsalzlösungen. Flora 1892.
Rosenvinge, K. L., Om algevegetationen ved Grønlands Kyster. Medelelser om Grønland. 1898. **20.**
—— Sur les organes piliformes des Rhodomelacées. Kgl. dansk. Vidensk. Selskabs Forhandl. 1903. p. 439.
Rostafinski, Vorläufige Mitteilungen über den roten und gelben Schnee und eine neue in der Tatra entdeckte Gruppe von braungefärbten Algen. (Polnisch.) Jahresber. **81.** p. 564.
Roth, Allgemeine und chemische Geologie. Bd. I.
Rumm, C., Zur Kenntnis der Giftwirkung der Bordeauxbrühe und ihrer Bestandteile auf Spirogyra longata usw. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 189.
Schmidle, W., Das Chloro- und Cyanophyceen-Plankton des Nyassa usw. Engler's bot. Jahrb. 1902. **33.**
Schnetzler, J. B., Sur la résistance des végétaux à des causes qui altèrent l'état normal de la vie. Arch. sc. phys. et nat. Genève 1889. 3 sér. **21.** p. 240.
Schröder, B., Das Plankton des Oderstromes. Plöner Forschungsberichte 1900. **7.**
Schröter und Kirchner, Die Vegetation des Bodensees. »Bodenseeforschungen.« 1896. **9.**
Schröter, C., Die Schwebeflora unserer Seen. Neujahrsbl., herausg. v. d. naturf. Ges. in Zürich 1897.
—— und Vogler, P., Variationsstatistische Untersuchungen über Fragilaria crotonensis Kitt. Vierteljahrsschr. d. naturf. Ges. in Zürich. 1901. **46.** p. 185.
Schütt, F., Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel 1893.
Simony, Über den schwarzen Schnee oder die Gletscherschwärze. Protococcus nigricans. Deutsche Alpenzeitung 1881.
Söderström, E., Über den anatomischen Bau von Desmarestia aculeata Lam. Bihang till k. sv. Vet. Akad. Handl. 1889. **14**3. Nr. 4.
Stange, B., Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. Bot. Ztg. 1892. **50.** p. 256.
Stockmayer, S., Das Leben des Baches. Ber. d. d. bot. Ges. 1894. **12.** p. (133).
Svedelius, N., Studier öfver Österjöns hafsalgflora. Akad. afhandl. Upsala 1901.
Swingle, W. T., Bordeaux mixture, its chemistry, physical properties and toxic effects on Fungi and Algae. U. S. Dep. of Agric. Div. of veg. physiol. and pathol. Bull. 1896. **5.**
Thomas, Fr., Ein neuer, durch Euglena sanguinea erzeugter kleiner Blutsee in der baumlosen Region der Bündner Alpen. Mitt. d. Thür. bot. Ver. 1897. N. F. **10.** p. 28.

Toni, J. B. de., Über Lithoderma fontanum. Bot. Zentralbl. 1894. **60.** p. 258.
Tschermig, F. A., Über die Algenvegetation an den Wasserrädern der Schiffsmühlen bei Wien. Österr. bot. Zeitschr. 1902. **52.** p. 48—49.
Tsukamoto, M., Über Giftwirkung verschiedener Alkohole. Forschungsber. über Lebensmittel u. ihre Bez. z. Hygiene. 1895. **2.** p. 18.
Ule, Bestimmung der Wasserfarbe in den Seen. Petermann's Mitt. 1892. p. 70.
Vogel, Spektralanalyse irdischer Stoffe. I. 2. Aufl.
Wandel, C. F., og Ostenfeld, C., Jagttagelser over Overfladevandets Temperatur, Saltholdighed og Plankton paa islandske og grønlandske Skibsruter i. 1897. Kjöbenhavn 1898.
Wanklyn, J. A., Analyse des Wassers. Übers. d. 8. Aufl. von H. Borckert. Charlottenburg 1893.
Weed, W. H., The vegetation of hot springs. American Naturalist 1889. **23.** p. 394.
Wesenberg-Lund, Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Zentralbl. 1900. **20.** p. 606.
West, G. S., On some Algae from hot springs. The journ. of bot. **40.** p. 241.
Whipple s. unter Plankton.
Wildeman, E. de, Sur la dispersion du Thorea ramosissima Bory. N. Notarisia 1895. p. 13.
Wille, N., Wanderung anorganischer Nährstoffe bei den Laminarien. Schwendener-Festschrift. Berlin 1899.
—— Algologische Notizen. IX—XIV. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. 1903. **41.** p. 89.
—— Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminarien. Univers. Festskr. til H. M. Kong Oscar II. Christiania 1897.
—— Über Pleurocladia lacustris. A. Br. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 106.
Wittrock, V., Über die Schnee- und Eisflora, besonders in den arktischen Gegenden. »Studien und Forschungen, veranlaßt durch meine Reise im hohen Norden« von A. E. v. Nordenskiöld. p. 67. (Bot. Zentralbl. 1883. **14.** p. 386.
Wittstein, Die Farbe des Wassers. Sitz.-Ber. d. mat.-phys. Klasse d. k. bayr. Akad. d. Wiss. München. 1860. p. 603.
Wright, C. H., Distribution of Caloglossa Leprieurii (Mont) J. Ag. Journ. of Bot. 1889. p. 22.
Zacharias, O., Fortsetzung der Beobachtungen über die Periodizität der Planktonorganismen. Forschungsber. der biol. Stat. Plön. 1895. **3.** p. 129.
—— Über die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen. Biol. Zentralbl. 1902. **22.** p. 700—701.

VII. Reizerscheinungen.

1. Richtungsreize.

Phototaxis und Phototropismus.

Die Bewegungen, welche Algen auf Lichtreize hin ausführen, studiert man bequem an Volvox. Dieser Organismus tritt ja gelegentlich in Tümpeln und Gräben in riesigen Mengen auf, und wenn man ihn dort im Sommer an sonnigen Tagen direkt beobachtet, bemerkt man, daß er sich mit Vorliebe im Halbschatten der größeren Gewächse ansammelt, welche mit ihm zusammen das Wasser bewohnen, z. B. häufen sich die grünen Kugeln in der Nähe der Blattränder von Seerosen an, dort wo diese einen mäßigen Schatten geben. Sie liegen an solchen Orten aber nicht still, sondern führen lebhafte, gleichsam spielende Bewegungen aus.

Phototaxis.

Besser lassen sich die Erscheinungen erkennen, wenn wir die Tuscheprismen verwenden, die im letzten Kapitel des Buches sollen ausführlicher beschrieben werden. Hier sei nur kurz bemerkt, daß es sich um Prismen

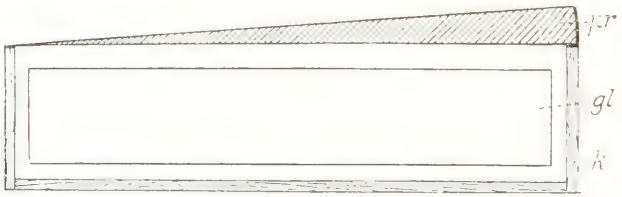


Fig. 525. Apparat zur Kultur und Beobachtung von Algen. *gl* Glasgefäß, *k* undurchsichtiger Kasten, *pr* Tuscheprisma.

mit einem ganz spitzen Winkel handelt, welche nach Füllung mit Tuschelösung oder mit einem Tusche-Gelatinegemenge, vom spitzen zum dickeren Ende eine ganz allmähliche Abstufung des durchfallenden Lichtes erkennen lassen. Setzen wir diese vor ein vierseitiges Kulturgefäß etwa so, wie es Fig. 525 andeutet, dann zeigt sich, mag das Licht senkrecht zum Prisma oder auch schräg einfallen, daß wie im Freien, so auch in unserm Apparate die Volvox-Kugeln Orte von ganz bestimmter Lichtintensität aufsuchen, sie steuern auf solche zu, gleichgültig ob sie sich vorher in größerer oder geringerer Helligkeit befanden als diejenige ist, an welcher sie sich später anhäufen. Ich habe daraus geschlossen, daß Volvox auf eine gewisse Lichtintensität, die ich als die optimale betrachte, abgestimmt ist, daß er stets diesem Optimum zustrebt.

Ist letzteres in unserem Versuch erreicht, so bewegt sich der Volvox weiter, aber gerade dann wird es deutlich, daß von einer Einstellung des Vorder- oder Hinterendes gegen die einfallenden Strahlen keine Rede ist, vielmehr wird die Längsachse senkrecht orientiert, das Mundende schaut

nach oben, und in dieser Stellung rotieren besonders die sexuellen Individuen. Dabei wandern sie aufwärts, bis sie annähernd das Wasserniveau erreichen. Ziemlich plötzlich hört jetzt die Bewegung auf, und die Kugeln sinken mehrere Zentimeter weit im Wasser abwärts; es sieht aus, als ob sie herunterfielen, aber nach einiger Zeit werden sie im Fall aufgehalten, und dann beginnt die Bewegung nach oben von neuem. Da häufig mehrere Volvox-Kugeln dicht hinter einander aufwärts steuern, erhält man mehr oder weniger lange Reihen, und wenn nun die obersten Kugeln sich fallen lassen, reißen sie die unteren mit. So entstehen kleine Gruppen gemeinsam heruntersinkender Kugeln, die sich später wieder lösen, wenn die Aufwärtsbewegung der einzelnen Individuen von neuem beginnt.

Die Abstimmung auf gewisse Intensitäten wechselt im Lauf der Entwickelung des Volvox; z. B. ist leicht zu erkennen, daß Kugeln, welche Eier oder Oosporen führen, tiefer gestimmt sind als vegetative, welche etwa in der Bildung neuer Individuen begriffen waren. Mit Hilfe unseres Apparates kann man sogar eine Trennung sexueller und vegetativer Individuen herbeiführen.

In diesen Versuchen, sowie gewöhnlich auch im Freien, sind die Volvoces in der Lage, das erstrebte Optimum tatsächlich zu erreichen, bringt man sie dagegen in kleine Gefäße, so ist das keineswegs immer der Fall, z. B. nicht, wenn man letztere in ein Zimmer stellt, das nicht von direkten Sonnenstrahlen getroffen wird. Da in einem solchen in der Regel die Helligkeit eine suboptimale ist, eilen alle Kugeln an die Fensterseite des Gefäßes und bleiben an dieser ruhig liegen. Umgekehrt kann man eine Wegwendung vom Fenster und eine Ansammlung in dem von diesem abgekehrten Teil des Gefäßes dort erzielen, wo die Sonne direkt auf das Fenster oder gar auf die Kultur selber scheint. Zukehr und Abkehr zu resp. von der Lichtquelle werden in der Weise vollzogen, daß die Volvox-Kugeln sich mit dem Vorderende (vgl. 1, 153) voran vorwärts bewegen, bis sie an die Gefäßwand stoßen, und nicht selten bleiben sie an dieser auch mit dem Mundende haften, wie das häufig neuerdings von Verworn beschrieben ist.

Alle Versuche setzen eine merkliche Abstufung des Lichtes in einer oder mehreren Richtungen voraus, wie sie hinter den Tuscheprismen oder auch an den Fenstern tatsächlich gegeben ist. Gefäße mit Volvox, unter freiem Himmel schattenlos aufgestellt, lassen Richtungsbewegung der Kugeln nicht erkennen.

Ich habe den Volvox etwas ausführlicher behandelt, weil er makroskopisch das zeigt, was andere Algen und Algenzellen mikroskopisch erkennen lassen. Seinem Beispiel folgen nämlich alle Glieder der Volvocineenreihe, wie das Frank kürzlich an Chlamydomonas tingens demonstrierte, zum Teil sogar die farblosen, ferner die Flagellaten und nicht zuletzt der größte Teil von Zoosporen und Gameten aus allen Algengruppen.

Freilich tritt an den genannten Zellen resp. Organismen nicht alles das in die Erscheinung, was wir oben berichteten. In der Regel beobachtet man bei den schwärmenden Fortpflanzungszellen nur eine Ansammlung am Licht- oder am Schattenrande der Kulturen, ganz gleichgültig, ob letztere im Großen oder im Hängetropfen der feuchten Kammer hergerichtet wurden. Auch in diesen Fällen pflegt eine Zukehr oder eine Abkehr des Mundendes von der Lichtquelle Platz zu greifen. Ausgeschlossen ist natürlich auch nicht, daß im Freien in Wasserbehältern verschiedenster Art die Schwärmer zum Licht »emporgezogen« werden, so lange Wasserbewegung usw. sie daran nicht hemmen.

Viele Einzelheiten sollen hier nicht besprochen werden, es genüge, darauf hinzuweisen, daß besonders Famintzin, Stahl, Strasburger und Frank diese Dinge untersucht haben, daß kürzlich Chmielevsky zur Vorsicht bei der Beurteilung der Lichtverhältnisse im Hängetropfen gemahnt hat, und daß endlich fast in jedem Werk über Zoosporen und Gameten der Algen von solchen Sachen die Rede ist. Das kann man nicht alles aufzählen.

Betonen darf ich aber wohl nochmals, daß in allem wesentlichen die Dinge so liegen, wie bei Volvox, auch wenn die Indifferenzpunkte nicht beobachtet sind. Ich schließe das besonders aus einem hübschen Versuch von Cohn resp. von Famintzin: Man sammelt bewegliche Algenzellen in einem Teller oder einem ähnlichen flachen Gefäß mit nicht zuviel Wasser und legt dann ein Brettchen oder ähnliches partiell über dasselbe. Unter solchen Umständen sammeln sich die schwärmenden Algen im Halbschatten des Brettchens, wenn man den Teller ans Fenster stellt.

Nicht immer erhält man (s. übrigens Frank) indes bezüglich der Phototaxis so glatte Resultate, wie ich sie eben schilderte. Speziell in mikroskopischen Kulturen sammelten sich die Schwärmer oft teils am Licht-, teils am Schattenrande der Hängetropfen. Das erfolgt natürlich, wenn zufällig annähernd die optimale Helligkeit geboten wurde, außerdem aber, wenn die schwärmenden Zellen etwas irritiert sind. Das kann in den Kulturen leicht passieren und gelegentlich genügt schon ein etwas ungeschicktes Übertragen der fraglichen Körperchen aus größeren Gefäßen in kleinere. Verwunderlich ist das kaum, konnte doch Klebs nachweisen, daß eine 0,2—0,5%ige Nährlösung die Lichtempfindlichkeit der Mikrozoosporen von Ulothrix zonata fast völlig aufhebt.

Auch andere Agentien mancherlei Art wirken ein (s. unten), und besonders kommt das Vorleben in Frage. Die Lichtstimmung, welche sich in einem bestimmten Moment zu erkennen gibt, ist in erster Linie abhängig von der Beleuchtung, in welcher sich die schwärmenden Körper oder deren Mutterzellen vorher befunden hatten; starke Belichtung pflegt dieselbe zu erhöhen, schwache aber eine solche herabzusetzen. Doch ist das keine ausnahmslose Regel, es gibt meines Wissens Fälle, in welchen gerade das umgekehrte Platz greift.

Kommen dann noch Wirkungen der Temperatur hinzu, so kann der Ausschlag, den ein Organismus gibt, zu verschiedenen Jahreszeiten ein ganz verschiedener sein. Jost macht mich z. B. darauf aufmerksam, daß Volvox, der im Sommer so reaktionsfähig war, im Herbst (Oktober) durchaus nicht alles das macht, was ich seinerzeit beschrieben habe.

Immerhin handelt es sich hier wohl um relativ kurze Einwirkungen. Von längerer Zeit her vorbereitet oder gar in gewissem Sinne erblich sind Unterschiede der Lichtstimmung, welche an verschiedenartigen Schwärmern der gleichen Pflanze auch dann hervortreten können, wenn diese Schwärmer äußerlich wenig unterschieden sind. Z. B. sind die »neutralen Schwärmer« und die Gameten von Ectocarpus nach meinen Erfahrungen ein wenig verschieden gestimmt, sie können sich demnach an verschiedenen Rändern des Hängetropfens ansammeln. Ferner macht Klebs darauf aufmerksam, daß die Mikrozoosporen von Draparnaldia eine ganz andere Lichtempfindlichkeit haben als die normalen Zoosporen. Nach Strasburger sind die weiblichen Gameten von Bryopsis lichtempfindlich, die männlichen nicht usw.

Auch sonst wird die Phototaxis gelegentlich vermißt, z. B. berichtet Kuckuck, daß die Zoosporen von Haplospora Vidovicchii gegen Licht in-

different seien, und seit THURET ist dasselbe für die Zoosporen der Vaucheria bekannt.

Für die Schwärmer, welche mit einem Augenfleck versehen sind, erhebt sich endlich noch die Frage, ob dieser als lichtempfindliches Organ zu betrachten sei. Positives ist darüber nicht bekannt, nur für Euglena hat ENGELMANN gezeigt, daß das vordere Ende, welches den Augenfleck beherbergt, Lichtunterschiede zu perzipieren imstande ist, das hintere, grüne Ende aber nicht. Damit ist freilich noch nicht erwiesen, wie auch ENGELMANN betont, daß der Augenfleck allein für jenen Vorgang verantwortlich zu machen sei.

Den Volvocinen, Schwärmern usw. im Prinzip ähnlich, in manchen Äußerlichkeiten aber unähnlich verhalten sich Algen usw., deren Körper nicht den radiären Bau jener Organismen aufweist. Die Diatomeen, soweit sie überhaupt automobil sind, bewegen sich, wie STAHL und VERWORN berichten, bei starkem Licht von der Lichtquelle fort, während sie bei schwachem auf dieselbe zuwandern, wobei sie sich keineswegs immer, namentlich nicht während der Wanderung, mit der Längsachse in die Strahlenrichtung einstellen. Ein Stillstand bei optimaler Intensität kam nicht zur Beobachtung, ist aber doch wohl vorhanden.

Die Desmidiaceen sind zum Teil auf ziemlich niedrige Helligkeiten abgestimmt, und so kommt besonders an einzelnen Arten häufig eine Abkehr vom Licht zur Beobachtung, im übrigen gilt bezüglich der Zuwendung und der Abkehr dasselbe, wie für die Diatomeen usw., nur sind die Bewegungsformen andere (**1**, 78).

Die fast stabförmigen Pleurotaenien z. B. heften das eine Zellende durch Gallertfuß am Substrat fest, das andere erheben sie frei von demselben unter einem Winkel von 30—50°. Diese Winkelstellung als solche hat mit dem Licht, wie KLEBS nachwies, nichts zu tun. ADERHOLD zeigte aber, daß bei mäßigem Licht die freie Spitze stets gegen dieses gerichtet wird. Außerdem rutschen die ganzen Zellen mit Hilfe ihres Gallertfußes auf mäßiges Licht zu, auch dabei geht das freie Ende voran. Stärkeres Licht zwingt unsere Algen nach ADERHOLD zu einer Rückwärtsbewegung: sie rutschen von diesem fort und kehren dabei das freie Ende vom Licht ab.

Mit allen Bewegungen ist ein mehr oder weniger energisches Pendeln des freien Endes verbunden.

Diesen Pleurotaenien schließen sich nicht wenige Desmidiaceen, darunter auch Closterium-Arten an. STAHL hat aber gezeigt, daß Clost. moniliferum u. a. zwar auch die gleichen rutschenden Bewegungen unter Aufrichtung des einen Endes (Fig. 526) gegen das Licht wie vom Lichte weg ausführen können, daß sie aber mit diesen ein Überschlagen der ganzen Zellen verbinden (**1**, 79): Das freie Ende senkt sich auf das Substrat herab und legt sich durch Gallerte fest, dann erhebt sich das andere Ende und wird unter Pendeln um 180° vorwärts oder rückwärts geführt. Dann setzt es sich wieder fest, und das Spiel beginnt von neuem.

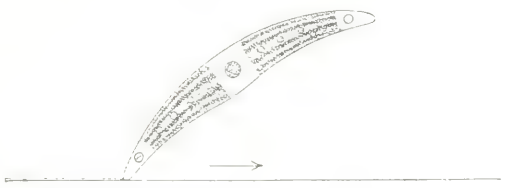


Fig. 526 n. VERWORN. *Closterium*-Zelle, im Licht halb aufgerichtet.

Bei intensiver Belichtung stellen einige Desmidiaceen nach STAHL ihre Längsachse quer zum Licht, und andere zeigen noch kleine Modifikationen, wegen deren ich auf ADERHOLD und KLEBS verweise.

Auch Zygnemaceen sind phototaktisch. Hofmeister zeigte zuerst, daß Spirogyra-Fäden (**1**, 63) sich in den Kulturen zunächst ohne Beteiligung des Lichtes aufrichten; und nachdem Famintzin schon einige Angaben gemacht, wies ich dann nach, daß dieselben in dieser Stellung (wohl durch Rutschen auf der Unterlage) eine optimale Lichtstärke aufzusuchen imstande sind, falls Raum für die Bewegungen vorhanden ist.

Nach der soeben gegebenen Darstellung ist also nicht bloß der Volvox, sondern es sind auch alle die anderen erwähnten Organismen imstande, verschiedene Lichtintensitäten zu unterscheiden. Sie sind nach dem von mir, im Anschluß an Strasburger, gewählten Ausdruck photometrisch.

Soweit das einigermaßen sichere Tatsachenmaterial! Jetzt aber erhebt sich die Frage, wie werden die Zellen an die Orte geführt, an welchen wir sie im Versuch finden? Die ursprüngliche, seit Sachs viel vertretene Auffassung ist die, daß die Strahlen*richtung* den Organismen ihren Lauf aufzwängt, ich aber hatte meinerseits aus den Volvox-Versuchen geschlossen, daß der *Lichtabfall* resp. die sukzessive Lichtzunahme das Entscheidende sei. Daran hat Pfeffer in der ihm eigenen Weise Kritik geübt, auch Jost hat Bedenken erhoben, ebenso Holmes, Holt u. a., und ich muß zugeben, daß Zweifel wohl entstehen konnten, schon deswegen, weil meine Versuche nicht in erster Linie auf die Entscheidung dieses Punktes ausgingen, sondern zunächst die Frage nach den Wirkungen verschieden intensiver Strahlen zu prüfen bestimmt waren.

Mit Rücksicht auf die spezielle Fragestellung haben dann Davenport und Cannon Daphnien, Towle Ostracoden untersucht und gefunden, daß diese sich auch dann gegen die Lichtquelle hin bewegen, wenn die Intensität des Lichtes in dieser Richtung abnimmt.

Nun ist es sehr wohl möglich, wie Pfeffer betont, daß der eine Organismus durch die Strahlenrichtung, der andere durch den Lichtabfall gereizt wird, und ich persönlich bin vorläufig auch nicht imstande, meine Befunde an Volvox anders zu deuten, als ich es früher getan. Das schließt nicht aus, daß ich auch meinerseits eine erneute Untersuchung der Frage für nützlich halte, um so mehr, als inzwischen Rothert betont hat (s. a. Jost), daß bei diesen Prozessen wohl noch apobatische Bewegungen eine Rolle spielen könnten. Er versteht darunter eine Art Schreckbewegung, z. B. ein Zurückprallen der Zellen vor verdunkelten Stellen, die sich u. a. in einer Bewegungsänderung bei plötzlicher Beschattung äußert. Rothert erinnert daran, daß Strasburger die Schwärmer von Botrydium auf diese Weise »erschrecken« sah und glaubt, es möchten sich aus solchen Vorgängen auch die Ansammlungen im Halbschatten erklären, von denen wir auf S. 222 sprachen. Je nach dem Ausfall neuer Versuche wird man dann auch die Nomenklatur ändern müssen, sei es in der von Rothert, Nagel und Massart gewünschten Richtung, sei es in einer anderen.

Mit den höheren Pflanzen teilen die Algen die besonders durch Stahl bekannt gewordene, auch von Moore hübsch studierte Fähigkeit, ihre Chromatophoren bei schwachem Licht senkrecht zu den Strahlen (Flächenstellung), bei starkem Licht aber parallel zu denselben (Profilstellung) zu richten; ja Mesocarpus mit seiner großen Chlorophyllplatte (**1**, 60) ist geradezu das Paradigma für solche Erscheinungen geworden. Die Profil- und Flächenstellung des Chromatophors in den Zellen dieser Alge ist nach Stahl vielfach zur Beobachtung gelangt, und ich konnte noch zeigen, daß bei gewissen mittleren Intensitäten auch Mittelstellungen zustande kommen, in denen ein Teil des Chlorophyllkörpers senkrecht, ein

anderer parallel zu den einfallenden Strahlen steht (Fig. 527). Das ist möglich, weil eine Torsion der fraglichen Platte erfolgt.

Flächen- und Profilstellung fand STAHL auch in den Vaucheria-Schläuchen. Fäden dieser Alge häuften bei einseitiger Beleuchtung ihre Chromatophoren in zwei Längsstreifen an, welche intensiv grün gefärbt erschienen; mit ihnen wechselten zwei farblose Längsstreifen ab, die natürlich ihre Entstehung der Auswanderung von Chloroplasten verdankten. Bei großer Lichtintensität sind die farblosen Streifen der Lichtquelle zugekehrt, bei mäßiger Helligkeit aber wenden sich die grünen Massen dieser zu. Ähnlich andere Siphoneen. So wandern nach WINKLER die Chromatophoren von Bryopsis stets in die belichteten Teile der Pflanze, und auch bei Codien, Halimeden usw. wenden sie sich der Hauptmasse nach den peripheren Enden der Rindenschläuche zu. Für Caulerpa endlich beschreibt JANSE eine weiße Umsäumung der Flachsprosse (Blätter), welche nach ihm bei Beschattung in die Erscheinung tritt, ebenso färben sich die Spitzen der fraglichen Organe abends durch Auswanderung des Chlorophylls weiß; morgens werden sie wieder grün. Für Padina Pavonia gibt SCHIMPER Lichtbewegungen der Phaeoplasten an.

Fig. 527 n. OLTMANNS. *Mesocarpus*-Zelle mit im Licht gedrehtem Chromatophor.

Bei andauernder, sehr intensiver Belichtung sah STAHL die Chromatophoren von Vaucheria sich zu dichten, unregelmäßigen Klumpen zusammenballen, DE BARY beschreibt ähnliches für Acetabularia-Keimfäden; hier scheint sich die Sache besonders leicht abzuspielen. Für Diatomeen gibt endlich SCHIMPER eine Kontraktion der Chromatophoren bei starker Belichtung an; ich glaube, es finden sich auch sonst in der Literatur Angaben.

Bei dem komplizierten Chromatophorenbau, wie er z. B. zahlreichen Desmidiaceen eigen ist, fehlen naturgemäß die Bewegungen der Farbkörper; es ist aber auch festzuhalten, daß in solchen Fällen immer ein Teil der Chloroplasten durch die übrigen beschattet wird.

Phototropismus.

Wachsende Algensprosse, soweit sie radiär gebaut sind, verhalten sich mutatis mutandis dem Licht gegenüber wie Volvox oder wie Schwärmsporen. Ich ließ Rasen von Vaucheria sessilis unter Wasser auf dem Klinostaten wachsen, und erhielt so zahlreiche vertikale Sprosse neben einander. Wurden die Rasen dann hinter die Tuscheprismen gebracht, so wuchsen die Vaucherien-Fäden an einer Stelle vertikal weiter, als ob sie allseitig beleuchtet oder verdunkelt wären; aus den helleren Partien des Apparates aber krümmten sie sich weg und ebenso aus den dunkleren. Auch hier gibt es also eine optimale Lichtintensität, auf welche gestimmt die Algen durch Wachstumskrümmungen zustreben.

Schon vor mir hatte BERTHOLD an Derbesia marina, Ectocarpus humilis und Antithamnion cruciatum ganz ähnliche Versuche gemacht. Er brachte Kulturen dieser Algen in verschiedene Entfernung von hellen Fenstern: er fand Aufrichtung, positive oder negative Krümmung der Fäden je nach der Lichtintensität und beobachtete außerdem am gleichen Ort zu verschiedenen Tageszeiten verschiedene Stellungen der Sprößchen: positive Krümmung am Morgen, dann vertikale Aufrichtung am Vormittag, negative Bewegung über Mittag, dann gegen Nachmittag und Abend wieder vertikale Stellung usw.

Differenzen in der Lichtstimmung spielen natürlich auch hier eine Rolle.

Natürlich sind auch andere Algensprosse phototropisch, J. Richter hob das z. B. kürzlich wieder bezüglich der Charen hervor.

An anderer Stelle habe ich auseinandergesetzt, wie an solche Befunde bei Algen sich die Vorgänge des Phototropismus bei höheren Pflanzen anreihen und wie die Dinge mit einander harmonieren. Darauf gehe ich hier nicht ein. Ich betone nur noch: es ist bislang nicht erwiesen, daß die optimale Lichtintensität, bei welcher eine phototropische Reaktion äußerlich nicht sichtbar wird, auch diejenige ist, bei welcher die Lebensprozesse der Pflanze, wie Assimilation usw. am besten ablaufen. Immerhin ist Berthold's Beobachtung von Interesse, daß die negativ phototropisch gekrümmten Antithamnien im Lauf der Zeit verblaßten und die Größe der Chromatophoren reduzierten, während die positiven und die vertikal bleibenden die übliche rote Farbe beibehielten und auch normal wuchsen. In diesem Fall dürfte das Optimum des Lichtes für die Assimilation mit derjenigen Lichtintensität annähernd zusammenfallen, welche phototropische Krümmungen nicht auslöst. Ob das überall so ist, muß abgewartet werden.

Durch Versuche Strasburger's, wie auch anderer Autoren, z. B. neuerdings Verworn's, in welchen teils farbige Lösungen, teils objektive Spektra zur Verwendung kamen, wurde festgestellt, daß die phototaktischen Bewegungen bei zahlreichen Schwärmern, auch bei Diatomeen usw., durch die stärker brechbaren Strahlen des Spektrums ausgelöst werden. Für phototropische Algen ist die Sache meines Wissens nicht direkt untersucht, doch darf man nach Analogie mit der Phototaxis der Algen und mit dem Phototropismus der höheren Pflanzen wohl schließen, daß auch für diesen Prozeß die kurzwelligen Strahlen maßgebend sind.

Geotaxis und Geotropismus.

In Übereinstimmung mit F. Schwarz konnte Aderhold und später Jensen bei Euglena, Chlamydomonas pulviseulus, Haematococcus lacustris eine Geotaxis nachweisen, indem er Flüssigkeit mit diesen Organismen in Kapillarröhren aufsaugte und solche dann im Dunkeln in beliebige Lage brachte. Die Flagellaten erwiesen sich stets als negativ geotaktisch.

Auch einigen Algenschwärmern ist eine, wenn auch nicht sehr kräftige Reaktion auf die Schwere eigen, z. B. erwähnt Aderhold eine solche für die Zoosporen von Ulothrix tenuis. Für viele andere bewegliche Formen ist in dieser Richtung nichts Genügendes bekannt, ich glaube auch kaum, daß diese Prozesse eine große Rolle spielen.

Als geotaktische muß man vielleicht auch die Bewegungen ansprechen, welche wir auf S. 221 für Volvox schilderten, wenn sich derselbe in optimaler Helligkeit befand. Wir sahen, daß die Individuen sich mit dem Mundende nach oben kehrten und dann vertikal aufwärts steuerten. Das könnte man als eine einfache Gewichtswirkung betrachten, indem man annimmt, daß das schwere Hinterende nach unten sinkt. Allein in anderen Fällen steuert der Volvox so verschiedene Bahnen, bisweilen fast vertikal abwärts, mit dem Mundende voran, daß von einer passiven Einstellung auch im ersten Fall kaum die Rede sein kann.

Larven von Seeigeln führen im Dunkeln nach H. E. Ziegler ganz ähnliche Bewegungen wie Volvox aus; der Autor zeigte mir das in Neapel, und ich kann sagen, daß die beiden Vorgänge äußerlich sehr erheblich übereinstimmen.

Ob den Desmidiaceen eine Geotaxis zukommt, ist nicht so ganz sicher.

Klebs sah zwar Closterium acerosum u. a. an vertikalen Wänden emporkriechen, allein ob hier Schwerewirkungen vorliegen, ist nicht bestimmt erwiesen, auch Aderhold erzielte keine ganz präzisen Resultate.

Eher dürfte die Aufrichtung der Spirogyra-Fäden, welche wir S. 224 erwähnten, eine geotropische sein. Sie vollzieht sich auch im Dunkeln, wie Hofmeister nachwies. Doch bedarf auch dieser Vorgang noch erneuter Untersuchung, denn aus den bisherigen Angaben ist nicht ersichtlich, wie weit autonome Bewegungen eine Rolle mitspielen.

Ein negativer Geotropismus ist zweifellos an Vaucheria festzustellen, wie schon Sachs in seinem Lehrbuch hervorhob. Die Fäden richten sich, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, bei allseitiger Beleuchtung sowohl, als auch im Dunkeln straff auf. Die Sprosse von Caulerpa zeigen nach Klemm schwachen Geotropismus. Die Charen sind nach J. Richter an den Rhizoiden positiv geotropisch. Wie weit aber andere Algen dem einen oder dem anderen Beispiel folgen, ist nicht genügend untersucht. Berthold glaubt, daß viele Tange nicht oder nur wenig auf geotropische Reize reagieren, indes dürfte doch auch in seinen Versuchen die Aufrichtung der Sprosse von Derbesia, Antithamnion usw. bei optimaler Beleuchtung eine geotropische gewesen sein.

Freilich, das wird man mit Berthold festhalten müssen, die Hauptrolle bei der Orientierung von Algen spielt der Geotropismus nicht, für diese ist in erster Linie das Licht entscheidend.

Bei den schlaffen, von Wellen bewegten Tangen wird freilich von solchen Richtungsreizen überhaupt nicht die Rede sein.

Wie weit die Zentrifugalkraft auf die Richtung der Algenteile wirkt, ist nicht untersucht. Durch Mottier angestellte Experimente bewegen sich in einer etwas anderen Richtung. In den Zellen der Cladophoren, Spirogyren usw. wird auf dem Zentrifugalapparat die ganze Plasmamasse in die auswärts gekehrte Ecke der Zelle geschleudert, nur eine ganz dünne Hyaloplasmaschicht kleidet noch die entblößten Teile aus. Kommen die Objekte zur Ruhe, so nimmt das Plasma ganz langsam (oft erst in einigen Wochen) die normale Lage wieder ein. In zentrifugierten Zellen werden die neu auftretenden Querwände oft nicht ganz geschlossen.

Chemotaxis.

Pfeffer fand in seinen bekannten Untersuchungen über die Chemotaxis, daß Chlamydomonas pulvisculus, Chlamydomonas obtusa, Polytoma uvella, Euglena usw. von verschiedenen Substanzen angezogen resp. abgestoßen werden. Chlamydomonas pulvisculus z. B. wird durch eine etwa 1%ige Lösung von Chlorkalium angezogen, ebenso durch Asparagin, Pepton, Fleischextrakt. Die anderen genannten Formen reagieren ähnlich, doch muß erwähnt werden, daß Polytoma bereits durch 0,01% Pepton angelockt wird, während Chlamydomonas den gleichen Vorgang erst bei 1,0% Pepton zeigt. Pandorina war sehr schwach reizbar, und andere werden es wohl überhaupt nicht sein.

Etwas genauer hat dann Frank noch die Chlamydomonas tingens untersucht. Dieselbe wird von Salpetersäure und deren Alkalisalzen stark positiv gereizt, ein wenig schwächer von Phosphorsäure und Phosphaten. Auch CO_2 übt einen erheblichen Reiz aus; indifferent ist die Alge gegenüber Mangan-, Eisen-Verbindungen usw., sowie gegen organische Verbindungen wie Rohrzucker, Traubenzucker, Asparagin, Pepton; abgestoßen

wird sie schon von schwachen Ammoniaklösungen usw., event. auch von starken Lösungen anderer Substanzen. Fleischextrakt zieht an wegen der begleitenden anorganischen Salze. Es werden also im allgemeinen die Verbindungen aufgesucht, welche dem autotroph lebenden Organismus als Nahrung dienen.

Euglena gracilis sucht im gefärbten wie im farblosen Zustande ungefähr dieselben Körper auf, dies sind Pepton, Zitronensäure, Milchsäure, Eisensalze usw., wiederum Körper, die größtenteils als Nährmaterialien verarbeitet werden. Die Lösungen waren ungefähr in 0,25—0,5—1% am wirksamsten.

Die Chemotaxis ist kaum auf die Flagellaten im weitesten Sinne beschränkt, z. B. sah Benecke, wie farblose Diatomeen faulende Zostera-Blätter aufsuchten.

Auch hier zeigen sich wieder fast für jeden Organismus spezifische Fähigkeiten. Auf weiteres aber braucht unter Hinweis auf Pfeffer kaum eingegangen zu werden.

Die Konsequenzen bezüglich der chemotaktischen Bewegungen von Gameten resp. Spermatozoiden wurden an anderer Stelle (S. 61) gezogen, und so braucht hier nur noch die spezielle Frage nach der Wirkung des Sauerstoffs auf die Bewegung von Algen diskutiert zu werden.

Aderhold weist nach, daß die Euglenen den Sauerstoff ziemlich energisch aufsuchen, und er erklärt daraus in Zusammenhang mit negativer Geotaxis und event. auch positiver Phototaxis das Herauskriechen dieser Flagellaten aus Sand, Schlamm usw., von welchem sie gelegentlich bedeckt werden. Bei Cryptomonas entdeckte Verworn das Aufsuchen von Luftblasen.

Anderweite Angaben über das Aufsuchen des O durch Algen resp. Algenzellen sind mir aber nicht bekannt, und z. B. bei Schwärmern tritt eine derartige Chemotaxis wenigstens nicht ohne weiteres hervor; ja auf Grund biologischer Erwägungen möchte ich fast vermuten, daß sie in erheblichem Umfange nicht vorhanden ist. Denn eine Empfindlichkeit für Sauerstoff würde ja event. die Zoosporen an die Oberfläche der Gewässer führen; und doch sind diese Fortpflanzungszellen häufig genug dazu bestimmt, sich am Boden oder doch an Substraten festzuheften, welche von der Oberfläche weit entfernt sind.

Dieselbe Erwägung gilt vielleicht für Diatomeen, welche auf Schlickboden, auf anderen Algen usw. kriechen. Hier konnte Aderhold auch tatsächlich nachweisen, daß sie auf einseitigen Angriff des Sauerstoffs nicht reagieren. Benecke freilich gibt das für seine farblosen Diatomeen an.

Thermotaxis und Thermotropismus

ist bei den Algen bisher nicht genügend bekannt.

Berührungsreize

wirken als Entstehungsursache für manche Rhizoiden (s. unten), und wenn auch keine besonderen Experimente in dieser Richtung vorliegen, so ist doch meist mit Recht angenommen, daß zahlreiche halb- und ganz fertige Haftorgane durch Kontakt beeinflußt werden.

Die zahlreichen Rhizoiden, welche das Substrat ganz oder zum Teil

umklammern (z. B. Fig. 162, 1, 264, Cladophora), vermögen das wohl nur, wenn sie von jenen einen Reiz empfangen, auch die Verbreiterung, welche Oedogonien (Fig. 139, 1, 217), viele Florideen (Fig. 407, 1, 644) usw. an der Spitze ihrer Hafter erfahren, wenn sie mit Stein, Holz oder anderen Algen in Berührung kommen, erklärt sich so am einfachsten.

Daß Kontaktreize eine Rolle spielen, wenn Rhizoiden an ihren Muttersprossen entlang wachsen, ist zum mindesten diskutabel, und fast sicher scheint mir die Annahme, daß die vielen Sohlen, Basalscheiben, Haftscheiben usw. nur auf dem in Rede stehenden Wege die feste Vereinigung mit dem Substrat herbeiführen können, die u. a. bei den Fucaceen so augenfällig ist.

Die Reizbewegungen der Algen, welche oben in Frage standen, kombinieren sich, natürlich in verschiedener Weise, mit einander, und zudem erfahren sie mancherlei Beeinflussungen von außen her, wie das ja allgemein im Reiche der Organismen bekannt ist.

Strasburger z. B. konnte zeigen, daß eine Verminderung des die Schwärmer umgebenden Sauerstoffes negativ phototaktische Zoosporen in positive umwandelt, und ebenso bemerkte er, daß hohe Temperaturen die Lichtstimmung erhöhen, niedere sie herabsetzen.

Auch sonst finden sich über diese Dinge vereinzelte Angaben. Elfving untersuchte die Wirkung einiger Anaesthetika auf die Bewegungen und gibt an, daß 2—5% Äther die schwärmenden Zellen von Chlamydomonas pulvisculus gegen Licht höher stimmen, während Chloroform 10—12%ig die Empfindlichkeit aufhebt, auch Alkohol (1—2%ig hemmt bei Mesocarpus eine richtige Einstellung der Chlorophyllplatte.

Beweglichkeit ist, wie bei den höheren Pflanzen, so auch bei den Algen selbstverständlich Voraussetzung für das Sichtbarwerden der Reizreaktion.

Ebenso wird bei ihnen ohne ein gewisses Ausmaß der Temperatur, ohne Anwesenheit von Sauerstoff, gegen den z. B. nach Engelmann Diatomeen sehr empfindlich sind, eine Bewegung nicht ausgeführt; dagegen dürfte in den meisten Fällen das Licht zu den Vorbedingungen der Bewegung nicht gehören. Bei Verdunkelung zeigten Algen bislang keine Dunkelstarre; Schwärmer bewegen sich nach Strasburger's Angaben, die wohl die meisten Algologen bestätigen können, auch im Dunkeln ungestört weiter. Eine »Photokinesis«, wie sie Engelmann für Bakterien beschrieben, ist für Algen kaum bekannt, nur für Chlamydomonaden finden sich vereinzelte Angaben, wonach die Zellen im Dunkeln zur Ruhe kommen, im Licht aber wieder beweglich werden, und auch Volvox wird vielleicht in diesem Sinne ein wenig beeinflußt. Aber das muß von neuem untersucht werden.

In speziellen Fällen kann die Beweglichkeit der schwärmenden Zellen durch besondere Faktoren beeinflußt werden, welche nur auf die Geißeln wirken. So konnte Pfeffer nachweisen, daß die Geißeln von Chlamydomonas durch Berührung mit einem festen Körper, sowie durch Konzentrationsdifferenzen im Medium gereizt werden. Sie sistieren plötzlich ihre Bewegung, strecken sich unter einem spitzen Winkel divergierend vorwärts und verharren kurze Zeit in dieser Lage, dann nehmen sie die übliche Bewegung wieder auf.

Auch die Cilien anderer Schwärmer sind vielleicht in dieser Weise reizbar, doch tritt die Erscheinung keineswegs so deutlich hervor.

Literatur.

Aderhold, R., Beitrag zur Kenntnis richtender Kräfte bei der Ortsbewegung niederer Organismen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1888. **22.** p. 310.

Benecke, W., Über farblose Diatomeen der Kieler Föhrde. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900. **35.**

Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Das. 1882. **13.** p. 571.

Chmielevsky, V., Über Phototaxis und die physikalischen Eigenschaften der Kulturtropfen. Beih. z. botan. Zentralbl. 1904. **16.** p. 53.

Cohn, F., Über eine neue Gattung aus der Familie der Volvocinen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1852. **4.** p. 111.

Davenport, C. B. and Cannon, W. B., On the determination and rate of movement of organism by light. Journ. of physiol. 1897. **21.**

Elfving, Fr., Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Öfvers. af Finsk-Soc. Förhandl. 1886. p. 38.

Engelmann, Th. W., Über Licht- und Farbenperzeption niederster Organismen. Arch. f. Physiol. von Pflüger. 1882. **29.** p. 387.

Famintzin, A., Die Wirkung des Lichtes auf Spirogyra. Mélanges biologiques de St. Pétersbourg. 1867. **6.** p. 277.

—— Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Pringsh. Jahrb. 1867. **6.** p. 1.

Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904. **62.** Auch Diss. Basel.

Hofmeister, W., Bewegungen der Fäden der Spirogyra princeps (Vauch.) Link. Württemberg. naturw. Jahresb. 1874. p. 211.

Holmes, S. J., Phototaxis in Volvox. Biological Bulletin of the marine biolog. Laboratory Woods Hall. 1903. **4.** p. 319.

Holt und Lee. Über Volvox. In American Journal of Physiology. **4.**

Janse, J. M., Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21.** p. 178.

Jensen, P., Über den Geotropismus niederer Organismen. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. 1893. **53.** p. 428.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.

Klebs, G., Bewegung und Schleimbildung der Desmidiaceen. Biol. Zentralbl. 1885/86. **5.** p. 353.

Klemm, P., Über Caulerpa prolifera. Flora. 1893. **77.** p. 461.

Massart, Recherches sur les organismes inférieures. Bull. de l'Acad. Belg. 1891. **12.**

Moore, Spencer le M., The Influence of light upon protoplasmatic movement I. Journ. of Linn. soc. 1888. **24.** p. 200.

Mottier, D., Effect of centrifugal force upon the cell. Ann. of bot. 1899. **13.** p. 325.

Nagel, W. A., Phototaxis, Photokinesis und Unterschiedsempfindlichkeit. Bot. Ztg. 1901^2. $\mathbf{59}^2$. p. 289. Erwiderung von Rothert. Das. 1902^2. $\mathbf{60}^2$. p. 17.

Oltmanns, F., Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora. 1892. **75.** p. 183.

—— Über positiven und negativen Heliotropismus. Das. 1897. **83.** p. 1.

Pfeffer, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Unters. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 582.

— Pflanzenphysiologie. Bd. II.

Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora. 1894. **78.** p. 399.

Rothert, W., Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen. Das. 1901. **88.** p. 371.

—— s. Nagel.

Schimper, A. F. W., Untersuchungen über die Chlorophyllkörper usw. Pringsh. Jahrb. 1885. **16.** p. 1.

Schwarz, Fr., Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2.** p. 51.

Stahl, E., Über den Einfluß des Lichtes auf die Bewegung der Desmidieen nebst Bemerkungen über den richtenden Einfluß des Lichtes auf Schwärmsporen. Verh. d. physikal.-med. Ges. in Würzburg. 1880. N. F. **14.** p. 24.

—— Über Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreich. Bot. Ztg. 1880. **38.**

Strasburger, E., Wirkung der Wärme und des Lichtes auf Schwärmsporen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1878. **12.** p. 551.

Towle, E., A study in the Heliotropism of Cypridopsis. Amer. journ. of physiol. 1900. **3.**
Verworn, M., Allgemeine Physiologie. Jena 1901.
—— Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.
Winkler, H., Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose bei Bryopsis. Pringsh. Jahrb. 1900. **35.** p. 449.
Ziegler, H. E., Einige Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Echinodermen. Verh. d. d. zool. Ges. 1896. p. 143.

2. Formative Reize.

Beeinflussung der Vegetationsorgane durch die Außenwelt.

Die Form, in welcher die verschiedenen Individuen einer Spezies uns entgegentreten, ist, wie heute allbekannt, die Resultante aus erblichen Eigenschaften auf der einen, aus Einwirkungen der Umgebung auf der anderen Seite. Je nachdem der eine oder der andere Faktor dominiert, erhalten wir Einzelpflanzen, die von dem sogenannten Typus der Art mehr oder weniger weit abweichen. Wir untersuchen hier nur, wie weit die Algen von außen her zeitweilig in besondere Formen gezwängt werden und verweisen im übrigen auf Goebel, Pfeffer, Jost u. a., sowie auf die dort erwähnte Literatur.

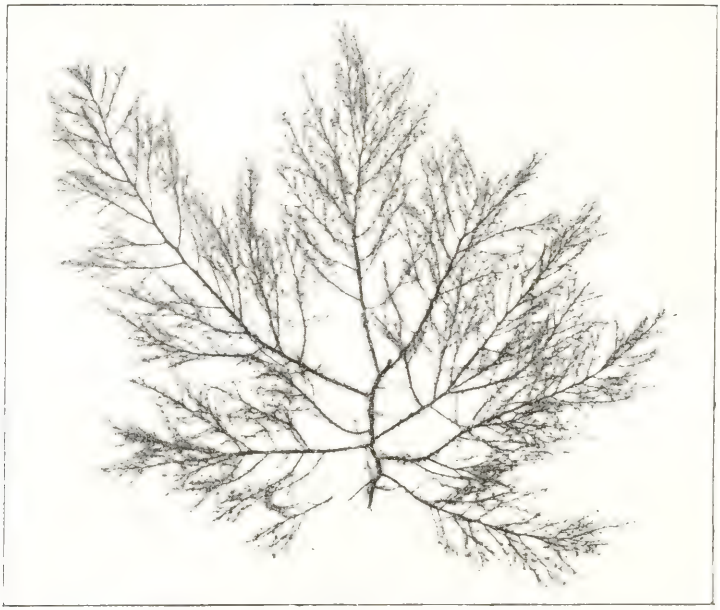
Chemische Agentien.

Es erscheint zweifellos, daß chemische Agentien auf die Ausgestaltung des Algenkörpers ihren Einfluß ausüben können, allein wirklich präzise und eindeutige Versuchsresultate liegen kaum vor.

Oxo hat konstatiert, daß wie bei Pilzen, so auch bei Hormidium, Protococcus, Stigeoclonium usw. eine Beschleunigung des Wachstums durch äußerst verdünnte Lösungen des Kupfersulfates (0,012 %) oder des Sublimates (0,0013 %) eintritt. Hier dürfte eine rein chemische Wirkung sicher sein, wie in vielen Fällen, in welchen es sich um Beeinflussung der Fortpflanzung handelt (s. unten). Das ist schon nicht mehr unbedingt der Fall in Borge's Versuchen, in welchen eine Zuckerlösung bei Spirogyra fluviatilis die Bildung von Rhizoiden veranlaßte. Osmotische Prozesse sind in jenen ebensowenig ausgeschlossen, wie in den Experimenten von Klebs, welche bei Stigeoclonium tenue reiche Verzweigung und gedrungenen Wuchs in 1%iger Nährlösung ergaben, während in Brunnenwasser längere Sprosse, aber geringere Verästelung bemerkt wurde.

Solche Beobachtungen erinnern an die mit Algen gemachten Erfahrungen, welche in verschieden konzentriertem Meerwasser leben. In vielen Fällen sind Tiere wie Pflanzen in salzärmerem Wasser schwächer entwickelt, das weiß jeder Fischer; und die alten Algologen haben auch bereits darauf aufmerksam gemacht, daß manche Ostseeformen in ihrer Ausbildung gegen Nordseealgen zurückstehen. Vielfach äußert sich das nur in einer größeren Zartheit der Formen, wie ein Vergleich der Fig. 528 *A* mit Fig. 528 *B* ergibt. Die Nordseeform von Polysiphonia nigrescens ist z. B. robust und relativ starr, die Ostseevarietät aber ist dünner, biegsamer. Ähnliches gilt für Rhodomela subfusca, Delesserien, Phyllophora, Chordaria, Ectocarpeen usw., darauf haben Reinke und Svedelius neuerdings hingewiesen.

A



B

Fig. 528. *Polysiphonia nigrescens* n. Svedelius. *A* Nordseeform. *B* Ostseeform.

In allen diesen Fällen handelt es sich um voll entwickelte Formen, die trotz ihrer etwas geringeren Ausbildung noch geschlechtsreif werden können. Dies ist anders bei stärker reduzierten Formen, z. B. bei Fucus vesiculosus var. baltica, angustifolia u. a. (Fig. 529); das sind Zwergformen, die ganz schmal erscheinen und gelegentlich kaum noch die sonst so charakteristische Mittelrippe des Thallus erkennen lassen. Sexualorgane sind an diesen Gebilden, die in brackigen Abschnitten der Ostsee oft garnicht festgewachsen leben, zum mindesten sehr selten. Ganz unterdrückt aber erscheinen die Geschlechtsorgane bei Ascophyllum scorpioides, welches schon die Flora danica erwähnt und das später von REINKE sowie von mir besprochen worden ist. Ich berichtete schon, daß losgerissene Stücke des Ascophyllum nodosum durch Strömungen in die Ostsee eingeführt werden

Fig. 529. *Fucus vesiculosus var. angustifolia.* Aus der Ostsee n. SVEDELIUS.

und an stillen Plätzen zur Ruhe kommen, ohne aber durch Haftorgane eine Befestigung zu erfahren. Dann entstehen aus ihnen Sprosse, an welchen von der normalen Abflachung des Ascophyllum nodosum (Fig. 300, **1**, 497 kaum noch etwas wahrnehmbar ist; alle Zweige sind im Querschnitte gerundet, die Verästelung wird unregelmäßig (Fig. 530). Die für Ascophyllum nodosum charakteristischen Gruben, aus welchen sonst Kurztriebbüschel hervorbrechen, stehen ganz regellos und liefern meist nur einen Sproß, der häufig zum Langtrieb wird. Die Gewebe in den Zweigen sind etwas weniger entwickelt, sie bilden kaum Hyphen. Die Vermehrung erfolgt an Ascophyllum scorpioides ausschließlich vegetativ, durch Zerbrechen der Sprosse.

Der eben erwähnte Fall ist der extremste von allen mir bekannten,

weitere sind an den Mündungen von Flüssen und Bächen in die See nicht selten zu beobachten (s. z. B. KJELLMAN), brauchen aber kaum erwähnt zu werden; dagegen weise ich noch auf ein viel besprochenes Beispiel unter den Tieren hin.

Es ist, worüber auch SEMPER berichtet, SCHMANKEWITSCH gelungen, nachzuweisen, daß der Süßwasserkrebs Branchipus stagnalis mit der Artemia salina, die nur aus salzigem Wasser bekannt war, identisch ist.

Fig. 530. *Ascophyllum nodosum var. scorpioides* n. OLTMANNS.

Die eine Form läßt sich experimentell in die andere überführen, je nachdem man sie in salziges oder in süßes Wasser bringt. Im Gegensatz zu den erwähnten Algen hat man es mit Tieren zu tun, welche in beiden Medien geschlechtsreif werden, also keinerlei »abnorme« Erscheinung aufweisen.

Diese Angaben sind mir, ich kann es nicht leugnen, allerdings etwas verdächtig geworden, als ich las, daß SCHMANKEWITSCH auch das Anisonema acinus in algenähnliche Formen übergehen sah. Da dürfte wohl das Verlangen nach absoluten Reinkulturen vollauf berechtigt sein. Dem genannten Autor standen solche kaum zur Verfügung.

Leider ist es heute nicht möglich, die Ursachen aller der erwähnten Veränderungen genau zu präzisieren. Wenn in salzärmeren Meeren größere oder geringere Modifikationen des Wachstums wahrnehmbar werden, so wird man, wie das üblich, die Abnahme des Salzes dafür verantwortlich machen und die Sache auf Grund dessen, was wir im Kapitel über den Salzwechsel besprachen, zu einer Turgorfrage stempeln; allein allgemein erwiesen ist das nicht, und es ist keineswegs ausgeschlossen, daß auch andere Faktoren mit hineinspielen, die wir noch nicht genügend kennen; macht doch Möbius sogar Temperaturdifferenzen dafür verantwortlich, daß die Ostseefische kleiner sind als die gleichnamigen Formen in den Nordmeeren.

Besonders dort, wo ganz weitgehende Abweichungen von der normalen Form der Vegetationsorgane zum Vorschein kommen, wie bei den zuletzt erwähnten Beispielen, kann man sich des Gedankens nicht erwehren, daß ein Komplex von Einflüssen auf das geschilderte Endziel hinarbeite, denn es handelt sich bei Fucus balticus, Ascophyllum scorpioides usw. nicht allein um Überführung in anders konzentriertes Wasser, sondern auch um den Transport an Orte, die bezüglich der Wassertiefe, des Grund und Bodens usw. von den normalen Standplätzen jener Algen abweichen. Auch Reinke hat betont, daß nicht bloß der Salzmangel die Form des Ascophyllum scorpioides bedinge.

So bleibt bei kritischer Betrachtung dieser Fälle vorläufig fast nichts übrig als der Nachweis, daß ganz allgemein es die Außenwelt ist, welche jene Formen züchtet, und nicht die erbliche Veranlagung.

Licht.

Während der Schwere ein entscheidender Einfluß auf die Algen, soviel ich weiß, nicht zukommt, wirkt das Licht um so ausgiebiger auf die Gestalt unserer Gewächse.

Am übersichtlichsten erkennt man das an den Keimlingen der Fucaceen. Die Oosporen in dieser Familie sind ja (**1**, 520) kugelig und zunächst in keiner Weise polarisiert, die erste Wand aber legt die Anlage der Wurzel resp. des Rhizoids auf der einen, diejenige des assimilierenden Sprosses auf der anderen Seite fest. K. Rosenvinge hat nun gezeigt, daß jene erste Wand bei Pelvetia stets senkrecht zu den einfallenden Lichtstrahlen steht, d. h. daß die belichtete Seite der Oospore zum Sproßpol, die beschattete zum Wurzelpol wird. Auch bei anderen Fucaceen trifft das vielfach zu, doch waren die Versuchsresultate nicht immer so prägnant wie im ersten Falle. Die Vorgänge erinnern an Stahl's Erfahrungen bezüglich der Polarisierung der keimenden Sporen von Equisetum durch das Licht.

Auch für die kugeligen Keimzellen der Florideen, Dictyotaceen usw. anzunehmen, daß äußere Faktoren die Lage der Rhizoiden usw. beeinflussen, liegt nahe, indes konnte Rosenvinge in seinen Versuchen keine positiven Resultate erzielen, und direkt ausgeschlossen erscheint ein solcher Einfluß bei den Zoosporen und Zygoten, welche sich mit einer im voraus bestimmten Stelle ihres Leibes festsetzen, wie z. B. die Schwärmer der Oedogonien. Doch liegen auch hier meistens genauere Untersuchungen nicht vor, und dasselbe gilt, soviel ich weiß, für die Zoosporen der Vaucherien, die an sich wohl ein ganz geeignetes Objekt für das Experimentieren gäben.

An diese Beobachtungen schließen sich Berthold's Erfahrungen mit Bryopsis an. Keimpflanzen dieser Alge, welche in schwachem Licht

gehalten wurden, lieferten nur kriechende Fäden, wie wir sie in 1, 303 beschrieben haben. Die aufrechten Fiedersprosse entstehen erst bei relativ intensiver Beleuchtung. Eine derartige Beeinflussung durch das Licht ist aber nicht bloß, wie bei den Fucaceen, in den Jugendstadien möglich, sondern sie kann bei Bryopsis jederzeit erfolgen. Schon Berthold beobachtete, daß die Scheitel der fiederig verzweigten Sprosse unserer Siphoneae in sehr schwachem Licht rhizoidartige Fäden produzierten, und Noll wie Winkler haben dann diese Erscheinung näher studiert. Umgekehrtes Einpflanzen der grünen Triebe in Sand (Fig. 531), Umhüllen derselben mit Gips, Stanniol usw. in jeder beliebigen Lage sorgt dafür, daß sich an den Fiedern Rhizoiden bilden. Der Versuch gelingt allerdings nicht immer, besonders dann nicht, wenn die fraglichen Sprosse noch die Möglichkeit haben, sich einfach heliotropisch usw. zu krümmen. Die Überführung der Rhizoiden in Stämmchen ist ebenfalls möglich, aber im Experiment wohl nicht immer ganz so leicht zu erreichen.

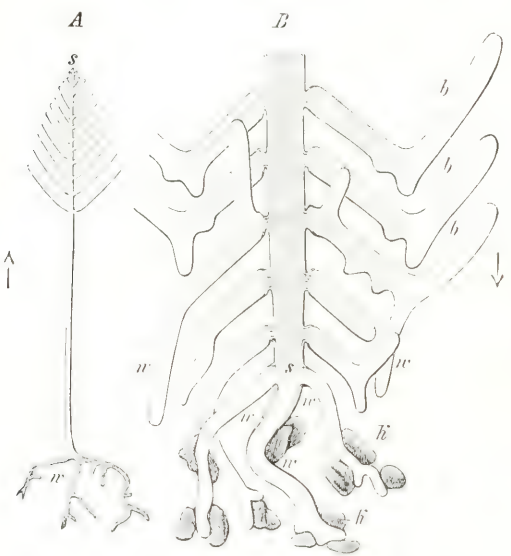


Fig. 531. *Bryopsis* n. Noll. *A* normale, *B* umgekehrt in Sand eingesetzte Pflanze. *w* »Wurzeln«, *s* Scheitel, *b* »Blätter«, *k* Sandkörner.

Bei Derbesia ist die Umwandlung von Sprossen in Rhizoiden durch angemessene Lichtentziehung nach Winkler leicht ausführbar, und nach Stahl (1, 216) gehen die unterirdischen, farblosen »Ausläufer« des Oedocladium durch Beleuchtung in aufrechte grüne Triebe über, während diese letzteren, wohl bei Lichtmangel, sich in farblose Fäden umwandeln können.

Bei Chara entstehen nach Richter die Rhizoiden ebenfalls durch Verdunkelung, nicht aber infolge von Berührung. Auch viele andere Algen dürften sich ähnlich verhalten, z. B. Callithamnion, Ectocarpus, Stigeoclonium nach Berthold. Dieser Autor weist auch auf die von manchen Algenzüchtern gemachte Erfahrung hin, daß sich in schwach beleuchteten Kulturen die Sohlen, Basalscheiben und wie sie sonst noch heißen mögen, ungemein stark entwickeln, während an ihnen die aufrechten Algensprosse nicht zur Ausbildung kommen, solange nicht eine stärkere Beleuchtung geboten wird. Das stimmt mit den Erfahrungen von Klebs überein, wonach Moosprotonemata nur bei guter Beleuchtung zur Bildung von Moosstämmen schreiten.

Aber nicht bloß die Anlage der aufrechten, assimilierenden Achsen, sondern auch deren weitere Entwickelung wird vom Licht beeinflußt, und im allgemeinen kann man mit Berthold festhalten, daß intensive Beleuchtung reiche Verzweigung und gedrungenen Wuchs, mäßiges Licht dagegen geringere Zweigbildung an gestreckten Achsen induziert. Unser Autor illustriert das u. a. an Stypocaulon scoparium, an welchem er Sommer- und

Winterformen unterscheidet. Im Winter bei schwacher Beleuchtung erscheinen die Büsche pyramidal, weil die Seitenäste der Hauptsprosse relativ wenig wachsen im Vergleich zu letzteren; im Sommer aber wird die Pflanze besenartig, weil die Hauptachsen im Wachstum zurückbleiben, während die Seitenachsen gefördert erscheinen und erstere fast überragen. Auch Callithamnion corymbosum wird im hellen Licht dichtbuschig, im Schatten weit lockerer. (Die Fig. 361, **1**, 581 repräsentiert danach gut beleuchtete Exemplare.) Ähnlich sind Halopteris filicina, Spermothamnion, Polysiphonia, Pterothamnion Plumula, Antithamnion usw. Für letztere Floridee stellte Berthold unter Anwendung von Messungen fest, daß ganz schwach beleuchtete Exemplare gefiederte Kurztriebe nicht oder nur in geringem Umfange erzeugen; bei stärkerem Licht treten solche typisch auf, und im allgemeinen kann man dann sagen, daß mit gesteigertem Licht die Länge der axilen Gliederzellen abnimmt, während die Zellenlänge an den Fiederzweigen ganz erheblich vermehrt wird.

Berthold führt auch die Bildung halbkugeliger, dichter Räschen von Antithamnion usw., wie sie am Wasserniveau nicht selten sind, auf Lichtwirkungen zurück. Wachsende Spitzen, welche isoliert über die Zweigmassen vorragen, werden nach ihm durch das Licht am Wachstum gehemmt, verblassen und sterben auch wohl ab. Das leuchtet ein, doch dürfte in vielen Fällen auch das Wegscheren der Einzelfäden auf mechanischem Wege eine Rolle spielen (s. unten).

Die Antithamnien bieten aber nach Berthold noch weitere interessante Erscheinungen dar. Wenn wir in **1**, 584 schilderten, wie Antithamnion (Pterothamnion) Plumula in einer Ebene verzweigt ist und nur gelegentlich Kurztriebe entwickelt, welche zur Verzweigungsebene senkrecht stehen (Nägeli's Adventiväste), so bezogen sich unsere Angaben nur auf die recht häufigen Exemplare, welche an schattigen, ruhigen Plätzen einigermaßen konstant von einseitigem Licht getroffen werden. An anderen Orten, wo bei mäßiger Wasserbewegung die Pflänzchen des Antithamnion Plumula eine allseitige Beleuchtung erfahren, sieht die Alge derart modifiziert aus, daß Thuret von einem Pterothamnion crispum redete. Die Pflanzen erscheinen tatsächlich kraus, buschig, weil die Langtriebe nicht mehr in einer Ebene stehen, sondern nach allen Richtungen des Raumes orientiert sind, und weil außerdem die Kurztriebe zu viert aus einer Gliederzelle entspringen. Die sogenannten Adventiväste, welche bei den erstgenannten Formen nur angedeutet waren (Fig. 363, **1**, 583), sind hier eben voll entwickelt. Daraus darf man mit Berthold sicher schließen, daß das Licht dort, wo es konstant von einer Seite einfällt, die Langtriebe in eine zu seinen Strahlen senkrechte Ebene zwängt, und daß es außerdem die Entwickelung derjenigen Kurztriebe hemmt, welche zu der induzierten Verzweigungsebene senkrecht stehen.

Noch bunter wird die Sache bei Antithamnion cruciatum. Die übliche Form, welche bei allseitiger Beleuchtung zum Vorschein kommt, zeigt aufrechte Achsen, welche (**1**, 584 die bekannten, alternierend gefiederten Kurztriebe in dekussierten Paaren tragen (Fig. 532, *2*, *3*). Einseitige Beleuchtung sorgt meistens dafür, daß die Hauptachsen auf dem Substrat kriechen (senkrecht zu den einfallenden Strahlen), auf welchem sie sich durch Rhizoiden festheften (Fig. 532, *1*). Am einfachsten ist wohl die Sache, wenn das Licht »von oben« einfällt (Fig. 532, *4*), d. h. wenn das mit der Bauchseite dem Substrat aufliegende Sproßsystem von der Rückenseite her beleuchtet wird. Dann stellen sich die Kurztriebfiedern in opponierten Zeilen auf die beiden Flanken (Fig. 532, *4*). Sie selbst werden flossen-

artig, indem sie nur eine Reihe von Seitensprößchen produzieren, welche nach vorn, d. h. gegen die wachsende Spitze der kriechenden Langtriebe gerichtet sind.

Fällt nun das Licht auf die rechte oder linke Flanke der kriechenden Hauptsprosse (Fig. 532, *5*), so bilden sich wieder zwei Zeilen von »Fiedertrieben«, eine derselben steht auf der Rückenseite des Ganzen, die andere auf der Bauchseite. Die »Rückenfiedern« sind wiederum einseitig verzweigt und richten ihre Sprößchen nach vorwärts, die »Bauchfiedern«

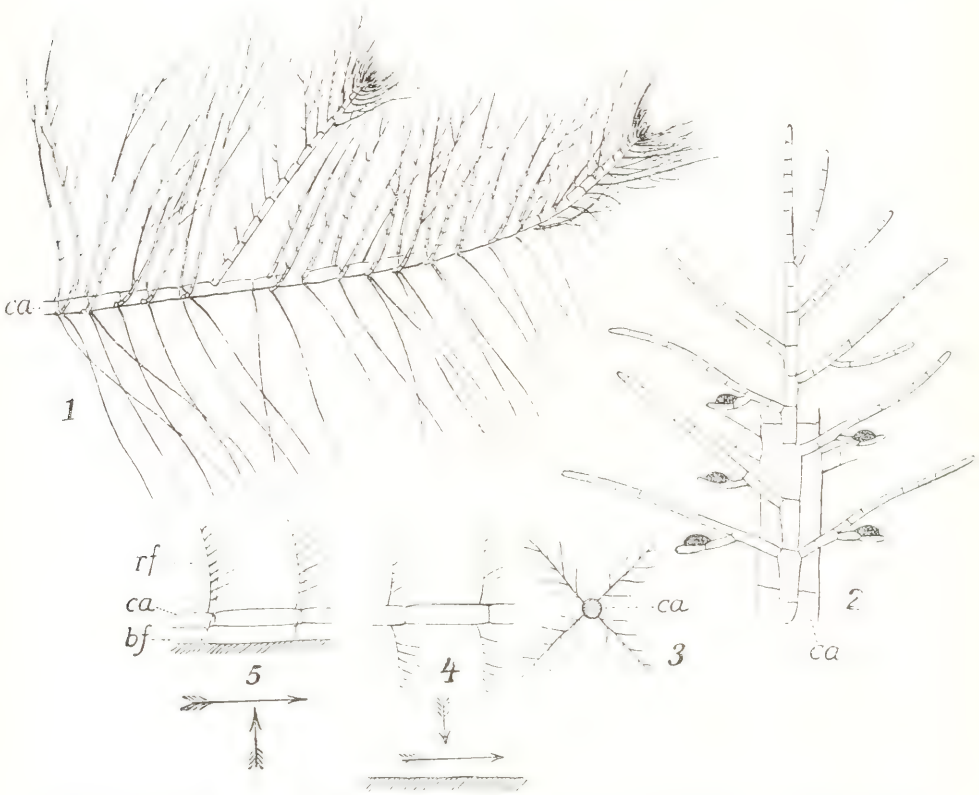


Fig. 532. *Antithamnion cruciatum* n. Kuckuck, Nägeli u. Berthold. *1* Exemplar mit kriechendem Hauptsproß. *2* aufrechte Zentralachse mit gefiedertem Kurztrieb, von der Seite. *3* dies. im Querschnitt. *4* kriechende Achse, von oben beleuchtet. *5* dies. von der Seite beleuchtet. (Vgl. die Pfeile.) *ca* Zentralachse, *rf* Rücken-, *bf* Bauchfiedern.

sind reduziert, sie krümmen sich aufwärts, entsenden aber aus ihrer Basalzelle Rhizoiden gegen das Substrat (Fig. 532, *5*).

Die beiden angeführten Fälle sind die Extreme in einer ganzen Reihe mannigfaltiger Reaktionen, welche Antithamnion dem Licht gegenüber zu erkennen gibt, das von verschiedenen Richtungen her auf die Pflanze einwirkt. Alles aufzuführen ist ganz unmöglich; für weiteres muß auf Berthold verwiesen werden.

Spermothamnion flabellatum, auch Callithamnion corymbosum, Halopteris filicina usw. lassen nach Berthold ähnliche, wenn auch nicht ganz so komplizierte Beeinflussungen durch das Licht erkennen. Caulerpa prolifera

bildet nach Klemm nur im Licht flache Sprosse (Blätter), im Dunkeln dagegen läßt sie gerundete Formen erstehen, fast genau wie die von Goebel studierten Cacteen.

Nach solchen Befunden wird es nicht überraschen, daß Stigeoclonium tenue nach Klebs seine Äste vorzugsweise an der Lichtseite ausbildet, und daß (nach Kny) bei Coleochaete scutata der belichtete Rand im Wachstum gefördert, der beschattete gehemmt wird. Auch sonst werden sich wohl noch Beispiele ähnlicher Art in der Literatur finden.

Zahlreiche Algen, bei welchen eine Beeinflussung des gesamten Aufbaues durch das Licht nicht erweislich ist, zeigen doch eine erhebliche Abhängigkeit einzelner Thallusglieder von diesem Agens. Besonders die Haarbildungen sind es, welche unter der Einwirkung des Lichtes entstehen oder schwinden, so zwar, daß helle Beleuchtung sie hervorruft, Schatten sie beseitigt.

Berthold hat zuerst sehr richtig auf diese Dinge aufmerksam gemacht, ich selbst konnte dann in vielen Versuchen seine Angaben bestätigen. Grüne, buschige Algen sowohl, als auch Codien u. a., Ectocarpeen, wie Dictyotaceen, Fucaceen usw., kleine und große Florideen, besonders zahlreiche Rhodomelaceen sah Berthold an schattigen Standorten fast haarlos, während sie sich an sonnigen zu der gleichen Jahreszeit mit einem dichten Haarpelz überzogen, der alles, besonders aber die jugendlichen Spitzen, wie mit einer Wolke umhüllte, und ich konnte in der Kultur Exemplare von Fucus oder Rhodomela oder Polysiphonia zur reichlichen Haarbildung nötigen, wenn ich sie an ein sonniges Fenster brachte; ich konnte an den nämlichen Exemplaren das Verschwinden der Haare veranlassen, wenn ich sie beschattete, z. B. sie vom Fenster entfernte.

Danach ist kein Zweifel, daß die Haarbildung vom Licht induziert wird. Eine andere Frage ist natürlich damit noch nicht beantwortet, nämlich die, ob die Haare auch dem Lichtschutz dienen. Darüber haben wir auf S. 198 gesprochen.

Übrigens erscheint es nicht notwendig, daß die Haare der verschiedenen Algen stets aus den gleichen Gründen entstehen, auch Wachstumshemmungen beliebiger Art, wie ich sie z. B. durch häufigen Wechsel in der Konzentration des Seewassers erzielte, können bei Rhodomeleen Haarbildung zur Folge haben.

Eine solche ist natürlich auch noch von der spezifischen Befähigung der einzelnen Arten abhängig; in der gleichen Beleuchtung kann die eine Algenform Haare bilden, die andere nicht.

Eine Wirkung des Lichtes, die derjenigen bei der Haarbildung ähnlich ist, gibt sich nach Berthold bei den Chylocladien zu erkennen. Die kleinen Zellen der Rinde, welche zu äußerst liegen, sind an gut belichteten Stellen der Sprosse weit zahlreicher als an beschatteten.

Es handelt sich hier überall um eine Vermehrung ganz bestimmter Zellen, welche durch das Licht in die Wege geleitet wird, und insofern erinnern die Erscheinungen an das, was Stahl an Laubblättern beobachtet hat.

Überhaupt stellen ja die hier erwähnten Vorkommnisse nur Spezialfälle von dem dar, was man bei höheren und niederen Pflanzen kennen gelernt hat. Ich erinnere nur an die Versuche mit den Brutknospen von Marchantia, an die Beeinflussung der Koniferenzweige durch die Außenwelt, an die Abflachung der Cacteensprosse im Licht und an vieles andere. Solche Dinge eingehender zu besprechen, erscheint hier unnötig, weil sie erst kürzlich von Goebel auf der einen, von Pfeffer auf der anderen Seite zusammenfassend behandelt worden sind.

Druck und Zug.

Kontaktreize sind bei den Algen nicht selten, besonders wirksam sind sie bei der Entstehung der Rhizoiden, wie das in erster Linie Borge konstatiert hat. Speziell bei Spirogyra fluviatilis Hilse, bei Vaucheria clavata-Keimlingen usw. konnte dieser Autor, der auch die älteren Angaben zusammenstellte, Berührung mit festem Substrat als eine wesentliche, wenn auch nicht die einzige Ursache der Rhizoidenbildung dartun.

Für viele andere Fälle sind die Dinge experimentell nicht hinreichend geprüft, aber man wird doch mit Goebel annehmen dürfen, daß z. B. bei Plocamium die Hafter auf einen Kontaktreiz hin entstehen; die Krallen der Laminarien dürften sich ebenfalls infolge eines solchen Reizes an der Spitze verbreitern und die Rhizoiden, die sich z. B. bei den Florideen (Fig. 407, **1**, 644) napfartig gestalten, sobald sie auf festes Substrat stoßen, werden das auch nur können, wenn sie für Berührung empfindlich sind usw.

Das bewegte Wasser ist imstande, grob mechanisch scherend zu wirken (das besprechen wir unten); es kann aber auch als äußerer Reiz formgestaltend auftreten. Z. B. gibt Foslie an, daß Laminaria saccharina an ruhigen Standorten relativ breit, in der Brandung dagegen schmäler, fast bandartig auftritt, und ähnliches kann man auch an anderen Algen beobachten; ferner fand Karsten, daß Sceletonema costatum Grun. (**1**, 101) in ruhigem Wasser seine durch Stäbchen verbundenen farbigen Zellen einander nähert, während es sie bei Bewegung entfernt. Die Beweiskraft der Karsten'schen Versuche ist allerdings von Schütt bestritten worden, und auch die kurzen Angaben über Laminaria usw. geben noch keine ausreichende Vorstellung von dem, was im einzelnen vorgeht. Immerhin wollte ich einen Hinweis auf diese näher zu prüfenden Dinge nicht unterlassen. Es muß ja vor allem untersucht werden, ob lediglich die Wasserbewegung und der durch sie ausgeübte Zug wirksam ist oder ganz andere Dinge, die mit ihr sekundär verknüpft sind, z. B. die Zuführung größerer Sauerstoffmengen.

Erneuter Untersuchung bedarf auch wohl die Angabe von Kny, wonach zwischen Glasplatten gepreßte Fucuseier sich anders teilen als normale. Es ist aus den Versuchen nicht ersichtlich, ob der mechanische Druck als solcher oder die von ihm herbeigeführte Deformation der Kugel auf die Richtung der Zellwände einwirkte.

Verwundungen.

Die Verletzungen von Algen und deren Folgen sind am häufigsten an den Siphoneen studiert worden, und ich glaube, die ersten Beobachtungen über dieselben liegen ziemlich weit zurück, sie sind kaum aufzufinden. Konsequent behandelt aber ist die Sache erst von Hanstein, Schmitz, Klebs, Janse, Wakker, Klemm, Noll, Küster u. a.

Zerschneiden wir mit Klemm einen Faden von Derbesia oder Bryopsis, so quillt aus den Schnittflächen Zellsaft rapide, fast spritzend hervor; er reißt einen Teil der kugeligen und faserigen Eiweißstoffe, deren wir auf S. 154 Erwähnung taten, mit sich aus der Zelle heraus. Diese verliert ihren Turgor, die Zellwand schnurrt vielfach etwas zusammen (vgl. S. 181), und das Plasma hebt sich nicht selten am unverletzten Ende der Schläuche von der Wand ab.

Alsbald nach dem Zerschneiden des Plasmaschlauches ziehen sich die Chromatophoren von der Schnittstelle zurück, nur wenige werden (Fig. 533, *1*) an die Wundränder geführt. Diese aber beginnen sehr rasch sich nach innen zusammen zu neigen und jetzt wird das entstehende Diaphragma unter ständigem Zustrom von Protoplasma rasch geschlossen, wobei die Chlorophyllkörper sich in Form eines Ballens (Fig. 533, *2* anhäufen. Das alles mag bei Derbesia etwa fünf Minuten in Anspruch nehmen.

Sofort nach Schluß der Wunde bemerkt man wieder Turgor im Schlauch und dieser beginnt die neugebildete Plasmakappe vorzuschieben. Zugleich sind lebhafte Strömungen emsig an der Arbeit, um die Chlorophyllkörper (Figur 533, *3*) zunächst aus der Kuppe fortzuschaffen und dann wieder eine gleichmäßige Verteilung derselben vorzunehmen, die nach etwa 20 Minuten erreicht sein mag.

Von der Plasmakuppe wird dann nach einigen Stunden eine neue Membrankappe ausgeschieden, die sich an die älteren Wandteile anlegt. Auch dort, wo das Plasma sich am unverletzten Schlauchende abhob, pflegt sich neue Membran zu bilden.

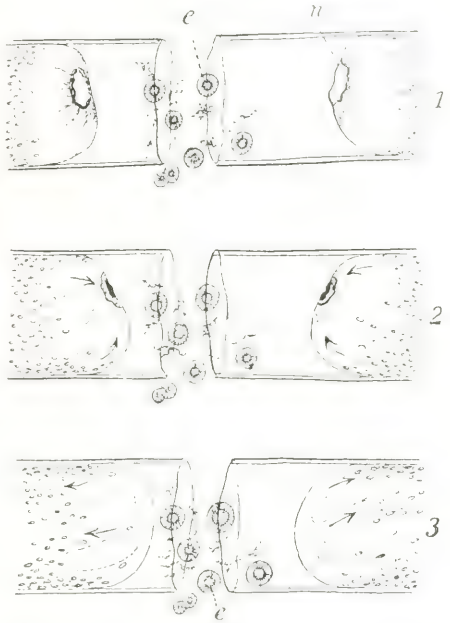


Fig. 533. Wundheilung an einem zerschnittenen *Derbesia*-Faden n. Klemm. *n* Narbe, *e* ausgestoßene Eiweißkörper.

Mancherlei Einzelheiten übergehe ich und hebe nur hervor, daß die Vorgänge der Wundheilung bei Vaucheria (Hanstein, Pfeffer), Codium (Bruns), Valonia (Schmitz, Klemm) (Fig. 534), Bryopsis (Noll), Siphonocladus (Schmitz), Udotea, Halimeda (Küster) ganz ähnlich verlaufen, so daß eine Diskussion darüber unnötig wird.

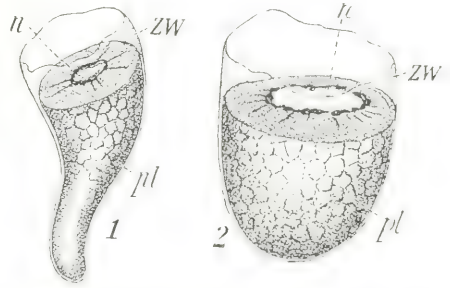


Fig. 534. Zerschnittene Blasen von *Valonia* n. Klemm. *1* untere, *2* obere Hälfte. *zw* Zellwand. *pl* Plasma, *n* Narbe.

Auch Caulerpa zeigt im wesentlichen dasselbe wie Derbesia, z. B. wird bei dieser Alge nach Janse ebenfalls ein rapides Zurückweichen der Chromatophoren von der Wunde wahrgenommen. Janse glaubt, daß dabei die plötzlichen Turgoränderungen mit im Spiele sind, welche ja durch die Verwundung herbeigeführt werden. Im übrigen zeigen sich in den Plasmasträngen dieser Alge bei dem ganzen Vorgange komplizierte Strömungen.

Bei dem Zerschneiden einer Siphoneenzelle fließt aber nicht bloß Zell-

saft aus, auch andere Bestandteile des Organismus werden ausgestoßen. So beschreiben z. B. Wakker, Noll, Janse u. a., wie bei Caulerpa aus der Wunde eine schleimige Masse hervorquillt, welche auch Chlorophyllkörper einschließen kann. Anfangs hell durchsichtig, wird sie später gelblich. Das ist Protoplasma; unter dem Schutze desselben, vielleicht auch mit seiner Hilfe, entwickelt sich die wundverschließende Wand. Aus den Schläuchen von Derbesia, Bryopsis usw. quellen nach Noll, Klemm, Küster bei Verwundung die mehrerwähnten sphäritischen und faserigen Eiweißkörper hervor; auch sie dürften einen provisorischen Verschluß herstellen und zudem die neue Wand aufbauen helfen.

Natürlich gibt aber die Pflanze tunlichst wenig verloren, und sie ist sogar imstande, wichtige Körper, die bei der Verwundung ausgestoßen oder abgesplittert waren, wieder an sich zu ziehen. Bruns gibt wenigstens an, und Prowazek scheint das zu bestätigen, daß bei Derbesia und Bryopsis von den plasmatischen Wundrändern nicht selten pseudopodienartige Fortsätze ausstrahlen; diese treffen (zufällig?) mit isolierten Plasmaklümpchen, die ev. Chromatophoren einschließen, zusammen und ziehen sich dann mit diesen unter mannigfachen Strömungen zurück. Von Vaucheria werden ev. in ähnlicher Weise auch Fremdkörper umschlossen (Pfeffer).

Bei allen erwähnten Algen ist es aber für den Wundverschluß nicht notwendig, daß alte Membranen zugegen sind, an welche die neuen ansetzen könnten, auch nackte Plasmamassen, welche auf mechanischem Wege oder durch kräftige Plasmolyse (Klebs) isoliert sind, können neue Wandung bilden. Dabei ist es ziemlich gleichgültig, ob die fragliche Plasmamasse groß oder klein ist, der Vorgang spielt sich ab unter der Voraussetzung, daß mindestens ein Kern in dem isolierten Plasma gegeben ist. Notizen darüber finden sich bei fast allen auf S. 241 erwähnten Autoren.

Zur Verletzung der Protoplasten bedarf es nicht immer einer Kontinuitätsstörung in der Zellwand. Durch Druck mit einer Nadel oder einem ähnlichen Instrument auf Derbesien, Caulerpen usw. gelang es Klemm, Janse u. a. bei intakter Zellwand Wunden im Plasma zu erzeugen. Diese werden im allgemeinen leichter geheilt als die früher besprochenen, im übrigen sind die Prozesse den erstbeschriebenen durchaus ähnlich; ich erwähne aber noch, daß Janse auf dem angedeuteten Wege in den flachen Teilen der Caulerpa Querwände erzeugte, welche die sog. Blätter ganz oder teilweise durchsetzten. Er erzielte damit eine völlige Veränderung in den Strömungen des Protoplasmas.

Gehen wir jetzt zu Algen über, deren Vegetationskörper im Sinne von Sachs zellulär sind, so bieten sich uns als einfachste die gewöhnlichen fädigen Formen. Von Spirogyren, Mesocarpen u. a. werden verletzte Zellen durch einen besonderen Mechanismus abgestoßen. In anderen Fällen entleeren zerschnittene Gliederzellen ihren plasmatischen Inhalt, die Wandung bleibt aber ziemlich lange erhalten. Die angrenzenden gesunden Zellen übernehmen dann ohne erhebliche Veränderung die Funktion von Endzellen; sie wölben sich natürlich meistens in die leeren Häute vor; dabei bildet Cladophora nach Tittmann an der bloßgelegten Querwand eine Cuticula aus. Nach Prowazek wandern bei Ulva die Kerne der der Wunde angrenzenden Zellen gegen diese hin und vergrößern sich dabei mitsamt den Chromatophoren. Ähnliches wird öfter vorkommen, doch ist leider auf solche Dinge nicht immer geachtet.

Sekundär können an den fraglichen Zellen noch manche Veränderungen auftreten, z. B. erwähnt Bitter, daß die Außenwände derselben bei Padina zapfenförmige Verdickungen auf der Innenseite erhalten usw.

Nicht immer läuft aus zerschnittenen Zellen einfach der ganze Inhalt aus, oft genug bleiben Teile des Plasmas zurück, und diese können sich mit neuer Membran auch dann umgeben, wenn sie keinen Kern enthalten. Das widerspricht scheinbar dem, was wir auf S. 242 sagten. Allein Pfeffer resp. Townsend haben gezeigt, daß eine solche Umhüllung nur dann zu-

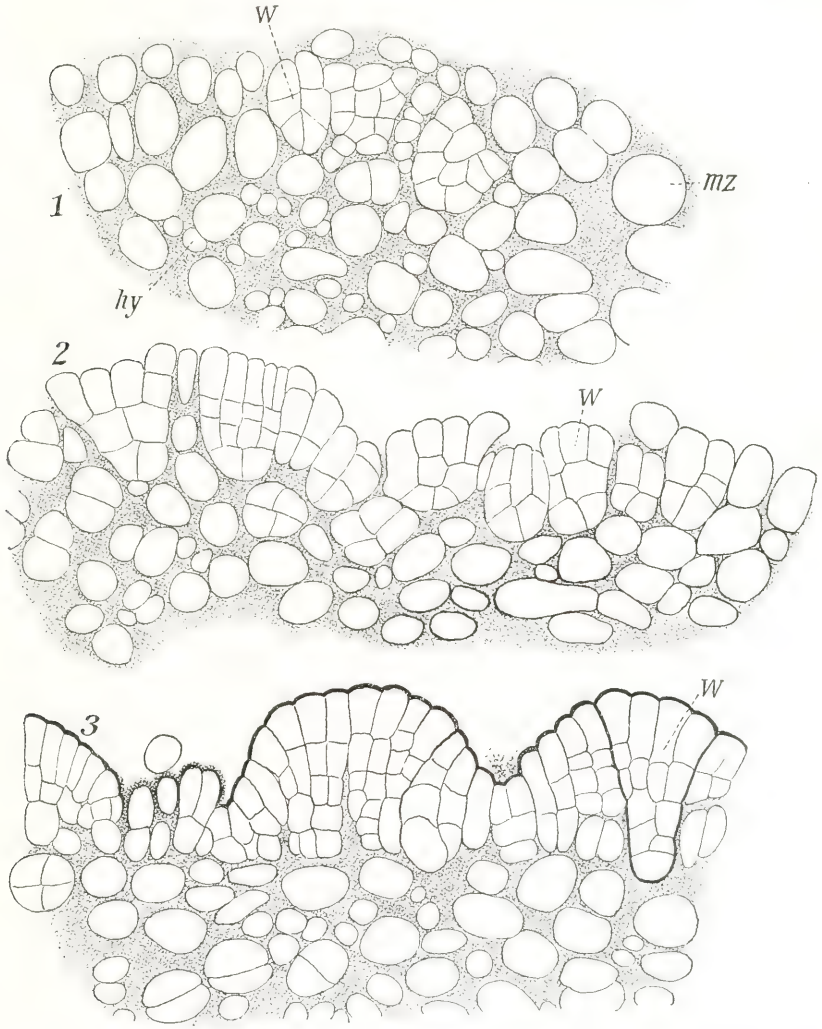


Fig. 535. Wundverschluß bei *Fucus vesiculosus* n. Oltmanns. *mz* Markzellen, *hy* Hyphen, *w* Wundgewebe.

stande kommt, wenn die kernlosen Massen noch mit intakten kernhaltigen Zellen durch feine Plasmafäden in Verbindung stehen.

Auch Tobler sah, wie in zerschnittenen Zellen von Bornetia und Griffithia sich restierendes Plasma mit Membran umgab; er hat aber leider nicht untersucht, ob dasselbe noch Kerne enthielt. Bei der ganz bekannten Vielkernigkeit jener Algenzellen wäre das sehr erwünscht gewesen.

Alle diese Erscheinungen kann man noch nicht als eine richtige Vernarbung bezeichnen. Eine solche wird aber besonders bei Phaeo- und Rhodophyceen fast überall wahrgenommen. In beiden Gruppen leiden besonders die größeren Tange nicht wenig unter Tierfraß; bald wird alles bis auf wenige basale Stummel vertilgt, bald werden die oberen flachen Teile in verschiedenem Umfange angefressen — und was Tiere nicht zuwege bringen, besorgen Eis, Wellenschlag usw.

Der Wundverschluß, welcher in allen diesen Fällen gebildet wird, pflegt von denjenigen unverletzten Zellen auszugehen, welche der Wunde zunächst liegen. Halten wir uns einmal an die von mir untersuchten Fucaceen, so sind es die normalen Zellen des Zentralkörpers (Markfäden), nicht die Hyphen, welche in Teilung eintreten, sobald sie bloßgelegt werden. Anfangs teilen sich nur vereinzelte Zellen durch wenige Wände (Fig. 535, *1*), später aber greift der Prozeß auf alle Markfäden über, welche an die Wunde grenzen (Fig. 535, *2*), und so entsteht eine zusammenhängende Schicht neuer Elemente, die dann bis zu einem gewissen Grade (Fig. 535, *3*) einheitlich wachsen kann.

Ganz ähnlich schildert Küster, wie bei Sargassum verletzte Flachsprosse durch Teilen und Auswachsen der die Wunde begrenzenden intakten Zellen ein Gewebe bilden, das an den Callus der höheren Pflanzen erinnert. Einem solchen gleichen auch weitgehend die Zellkomplexe, welche (1, 526) die Zweigstummel der Cystosira überwallen.

Nicht wesentlich verschieden von solchen Vorgängen sind wohl auch die Wundheilungsprozesse bei Florideen, besonders bei denjenigen, welche dem Springbrunnentypus angehören (s. a. Massart); etwas anders dürften sie bei Vertretern des Zentralfadentypus sein. Werden z. B. bei Polysiphonien Zweigspitzen auf irgend einem Wege entfernt, so zeigen die Perizentralen kein nennenswertes Wachstum; dagegen streckt sich die oberste unverletzte Zelle der zentralen Achse erheblich, sie schaut bald aus den umgebenden Perizentralen hervor, bildet eine neue Scheitelzelle und ist dann befähigt, das weitere Wachstum des Sprosses zu besorgen; das habe ich selbst oft gesehen. Massart und Tobler erwähnen die Sache ebenfalls. Solche Vorgänge erinnern wieder mehr an die erwähnten Cladophoren (S. 242).

Küster stellt schließlich noch einige Fälle zusammen, in welchen im Gefolge von Verwundungen knöllchenähnliche Wucherungen auftreten. Es handelt sich hier aber wohl nicht einfach um einen Wundreiz, sondern auch um Infektion der Wunde durch Parasiten.

Ersatz des Verlustes. Wir haben bislang nur vom Verschluß der Wunden geredet, nunmehr diskutieren wir den Ersatz der verlorenen Glieder. Ein solcher ist natürlich unendlich einfach, wenn die der Wunde benachbarte Zelle oder deren mehrere den Charakter von Scheitelzellen, Randzellen usw. annehmen, diese wachsen dann weiter, »als ob nichts passiert wäre«. Das ist im allgemeinen der Fall bei fädigen Formen, mögen sie in Gestalt von Büschen usw. oder aber zu Scheiben kombiniert auftreten (s. z. B. Sauvageau, Myrionema).

Etwas anders gestaltet sich die Sache bei vielzelligen Algen, welche einen umfangreichen Callus bilden, hier pflegt die Callusmasse mehr oder weniger zahlreichen Adventivsprossen den Ursprung zu geben. Das erfolgt z. B. bei Fucus, Pelvetia, bei Gelidium, Peyssonelia und zahlreichen anderen Florideen und Phaeophyceen, welche Küster aufzählt. Bei den Fucaceen, speziell bei Fucus selber, präsentieren sich die ersten Anfänge so wie in Fig. 535, *3*, und ich sah, daß die neuen Sprosse mit Vorliebe im Anschluß

an die Mittelrippe gebildet werden. Der Grund dafür ist nicht ohne weiteres ersichtlich. Man mag ihn mit Küster in dem Umstande suchen, daß die Markfäden dort bevorzugt leitungsfähig für Nährstoffe sind. Vielleicht spielt auch die Verankerung der neuen in den alten Sprossen durch Hyphen eine, wenn auch sekundäre Rolle.

Das gleiche könnte für die Adventiväste der Cystosiren (**1,** 526) zutreffen, welche aus den abgebrochenen älteren hervorgehen.

Aber der Wundcallus ist durchaus nicht immer die Ursprungsstätte für die Ersatzsprosse. Die in **1,** 526 erwähnten Adventivsprosse der Haftscheibe von Fucus können zwar spontan entstehen, aber ich habe doch vielfach den Eindruck gehabt, als ob sie nach Zerstörung des Laubes der Hauptpflanze wesentlich vermehrt würden. Demnach dürfte ein Defizit an Sprossen in den oberen Regionen in den unteren, also ziemlich fern von der Wunde, ausgeglichen werden.

Relativ nahe an einer Wundstelle entwickeln sich bei Dictyota (Küster) Adventivsprosse, sie entstehen aber aus den normalen Zellen der Rindenschicht, die wir in **1,** 481 beschrieben haben.

Bei Siphoneen, wie Caulerpa, werden Sprosse ziemlich fern von der Wunde auf den Laubflächen erzeugt.

Bei Delesserien, Haliseris u. a. sind die Zellen der Mittelrippe schon an normalen Pflanzen bevorzugte Orte für Bildung von neuen Sprossen. Die Neigung zur Entwickelung solcher wird aber ganz erheblich gesteigert, wenn die Spitzen der Hauptsprosse entfernt werden.

Das führt hinüber zu Ascophyllum. Wir wissen, daß bei dieser Fucacee (**1,** 496) zahlreiche Scheitelzellen in den Randgruben ruhen. Wird ein Langtrieb verletzt, so wird ein Teil jener Scheitelzellen zu neuem Wachstum angeregt, und mindestens eine von ihnen produziert einen neuen Langtrieb, der an Stelle des alten tritt.

Das leitet dann hinüber zu den auch bei Algen nicht seltenen Fällen, in welchen einfach ein Seitenast die Stelle des Hauptsprosses einnimmt, das ist z. B. der Fall bei den Characeen (s. u. a. Richter).

Sprosse und Sproßteile, welche durch Schnitt, Zerreißung, Tierfraß usw. von ihrer Mutterpflanze losgelöst wurden, brauchen nicht dem Verderben preisgegeben zu sein, sie können, das ist altbekannt, Rhizoiden und andere Haftorgane bilden und sich mit deren Hilfe einen neuen Wohnsitz gründen. Die Rhizoiden gehen entweder direkt aus dem Wundgewebe hervor oder entspringen doch mit Vorliebe in der Nähe der Wunde, d. h. an dem basalen Ende des betreffenden Pflanzenteiles. Z. B. schildern Janse und Wakker, wie sich bei Caulerpa an der Basis eines abgeschnittenen Blattes, in der Nähe der frisch entstandenen Narbe, Häufchen dichten, farblosen Plasmas sammeln, welche weiterhin ein Auswachsen zu Rhizoiden oder auch zu den kriechenden Rhizomen veranlassen können. Sonach kann — und das gilt auch für viele andere Algen — eine vollkommene Pflanze wieder erzeugt werden. Allerdings sind dazu Teile von einer gewissen Größe erforderlich. Gar zu kleine Stücke der Pflanzen erscheinen dazu nicht mehr befähigt.

Natürlich müssen bei den zellulären Pflanzen die Ersatzrhizoiden usw. nicht aus denselben Gewebeelementen hervorgehen, aus welchen die Ersatzsprosse gebildet werden, z. B. gehen an abgeschnittenen Polysiphonien die Hafter aus den Perizentralen hervor, während ja die Sprosse aus axilen Zellen regeneriert werden. Im übrigen sind die Dinge in den Einzelfällen so verschieden und doch so einfach, daß ich hier von einer weiteren Besprechung derselben absehe.

Alles soeben Gesagte läßt sich schließlich auch auf Sproßstücke anwenden, denen sowohl die Spitzen als auch die unteren Regionen amputiert worden sind. Man kann ziemlich viele Algen recht weitgehend zerstückeln und trotzdem wachsen sie wieder zu neuen Pflanzen heran. Berthold und ich, wie vermutlich auch andere Forscher (s. a. Tobler), haben diese Fähigkeit unserer Gewächse bei der Kultur derselben benutzt. Rhodomeleen, Ceramiaceen, Fucaceen, Caulerpen (Janse), Charen (Richter) lassen sich auf diese Weise vermehren. Im allgemeinen wird das basiskope Ende der »Stecklinge« zum Wurzelpol, das akroskope zum Sproßpol.

Doch läßt sich die Sache gelegentlich umkehren. Janse zeigt z. B., daß beiderseits beschnittene grüne Teile der Caulerpa, welche man umgekehrt einpflanzt, am akroskopen Ende Rhizoiden, am basiskopen Blätter bilden. Das erfolgt dann, wenn vorher infolge innerer Verwundung eine partielle Querwand (S. 242) hergestellt war. Hier wäre also eine Wirkung der Schwerkraft gegeben. Ich zweifle nicht, daß sich auch Stücke von Bryopsis in gleichem Sinne »umkehren« lassen (s. Noll).

Algen, welche ausgeprägte Knoten bilden, lassen die neuen Sprosse oft als Seitentriebe aus den Knoten hervorgehen; das geschieht z. B. bei Ceramium direkt, bei den Charen unter Vermittelung von Vorkeimen (**1**, 335). Die Internodien pflegen in diesen Fällen wenig oder garnicht reaktionsfähig zu sein.

Die nach der Isolierung mit Membran umhüllten Plasmamassen der Siphoneen können zweifellos auch zu neuen Individuen auswachsen. Nicht klar ist dabei, wie sie sich bezüglich der Polarität verhalten, und ebenfalls ist nicht zu übersehen, ob auch einkernige Stücke wirklich ganze Pflanzen liefern können. Prowazek bezweifelt das.

Die Frage, ob auch an Algen Transplantationen und Pfropfungen möglich sind, hat Noll an Siphoneen geprüft. Er fand, daß Teile der gleichen Spezies leicht und glatt verwachsen, daß aber Pfropfhybriden nicht zu erzielen sind. Die Verwachsung von Teilen differenter Spezies erfolgt zwar mit einiger Mühe, aber es sind kaum Korrelationen zwischen den heterogenen Teilen wahrzunehmen. Das gibt sich u. a. darin zu erkennen, daß die aufgepfropften Teile selbständig Rhizoiden bilden und nach abwärts entsenden.

Seeknödel.

An dieser Stelle reihen wir die sogen. »Seeknödel«, Meerballen, »pilae marinae« usw. ein.

Leblose Gebilde dieser Art können zunächst aus beliebigen abgestorbenen Resten von Wurzeln, Binsen, Blättern usw. gebildet werden. Sie entwickeln sich in Landseen und Meeresabschnitten, die mit sandigem Boden versehen und sehr flach sind. Wenn hier das Wasser ständig über den Grund rollt, geraten auch die treibenden oder am Boden liegenden Pflanzenteile in rotierende Bewegung und ballen sich zu Klumpen, die endlich Kugelform annehmen. Ob ein besonderes Bindemittel erforderlich ist, scheint mir zweifelhaft, die Unebenheiten des Materials dürften genügen, um das Ganze zusammenzuhalten.

Solche Bälle können dann auch aus toten oder sogar aus noch lebenden Algenfäden oder sonstigem Algenmaterial zusammengesetzt sein, z. B. aus Cladophora-Ästen, die dann völlig wirr und ordnungslos durch einander liegen und wohl kaum wachsen.

Das sind aber noch keine der echten Aegagropilen oder »Seeknödel«, wie sie Lorenz im Jahre 1855, später Kjellman, Brand, Wesenberg-Lund u. a. beschrieben haben. Bei Aegagropila Sauteri, Aeg. Martensii Kütz. u. a. handelt es

sich um kugelig gerundete Körper, in welchen zahllose Cladophora-Zweige in annähernd radiärer Stellung vom Zentrum ausstrahlen. Die erwähnten Zweige resp. Zweigsysteme stehen nicht mehr mit einander in organischem Zusammenhange, sie sind leicht in einander verflochten und event. durch unregelmäßig wuchernde Rhizoiden verkettet; sie verlängern und verzweigen sich an der Spitze, sterben aber an der Basis ab und sind in ähnlicher Weise isoliert wie die am Unterende faulenden Sprosse polsterförmig wachsender Moose. Alte, bis kopfgroße Bälle dieser Aegagropilen können infolge der Zersetzung im Innern sogar hohl werden. Man kann gerade die letzteren mit den in **1**, 258 beschriebenen Cladophora-Krusten vergleichen; würde man diese zusammenrollen, so käme man auch zu »Seeknödeln«.

Nach Lorenz entstehen sie im Zeller See (Salzburg) aus Chladophora- resp. Aegagropila Sauteri-Büscheln, welche an Holz, Steinen usw. in 1—2 m Tiefe festgewachsen sind. Werden diese ganz oder teilweise durch Tierfraß, Wellen usw. losgerissen und an geeignete Orte geführt, so werden jene losen Schöpfe in festere Bälle umgewandelt. Passende Plätze dafür aber sind die obenerwähnten flachen Stellen der Seen mit mäßiger Bewegung, die ein leichtes Rollen ermöglichen. Hier können die Algen noch wachsen, aber einzelne Ästchen, welche über die Kugeloberfläche hervorragen, werden abrasiert.

Daß nur eine ganz bestimmte Bewegung die Kugeln erzeugt, geht nach Lorenz aus dem Umstande hervor, daß sie nur an gewissen Stellen der Seen gefunden werden, während an anderen aus der gleichen Aegagropila gebildete Walzen und an wieder anderen unregelmäßige Filze zur Beobachtung kommen.

Lorenz fand bei einer nach Jahrzehnten vorgenommenen Untersuchung des Zeller Sees die Knödel nicht mehr resp. nicht in der alten Menge. Er schiebt das auf Veränderungen des Seebodens resp. des Wasserstandes. Er betont dann noch, daß für die Entstehung einer Kugel eine Pflanze, ein Ast von Cladophora genüge, und Zederbauer gibt dasselbe für Cladophora cornea an, die bei Rovigno Knödel bildet. Ein Steinchen oder ein ähnliches Substrat, das mit dem Algenbüschel losgerissen und fortgerollt wird, begünstigt die Kugelbildung ganz außerordentlich.

In dänischen Seen hat Wesenberg-Lund die Bildung der Ballen verfolgt, er stimmt in allen wesentlichen Punkten mit Lorenz überein, und nennenswerte Abweichungen sind auch nicht in den Arbeiten von Kjellman und Brand enthalten.

Natürlich ist die »Knödelbildung« nicht auf die Cladophoren beschränkt, auch andere Algen können Meerbälle erzeugen. So rollen über den sandigen Strand der Adria (z. B. am Lido vor Venedig) die Kugeln von Valonia utricularis var. aegagropila Ag., zusammengesetzt aus radiär gestellten Blasen; und an nordischen Küsten erscheinen ebenfalls auf flachem Sandstrand nach Wittrock Ballen von Sphacelaria cirrhosa var. aegagropila. Solche fand auch Reinke in der Kieler Bucht; dazu bis kopfgroße Kugeln, zusammengesetzt aus Sprossen der Fastigiaria furcellata. Ihnen darf man wohl wiederum die kugeligen Körper des Ascophyllum Mackayi an die Seite stellen, die besonders von den englischen Küsten erwähnt werden, und noch manche in der Literatur zerstreute Angaben, die hier nicht gut besprochen werden können.

In analoger Weise wie die Meerbälle scheinen mir auch manche Polster, welche Algen in bewegtem Wasser bilden, einer mechanischen Erklärung zugänglich zu sein. Ich erinnere zunächst an die Polster, welche manche Vaucherien in kräftig strömenden Flüssen und Bächen bilden. Es handelt sich bei denselben nicht um erbliche Formen, denn die Polster werden aufgelöst, wenn man die Algen in ruhigem Wasser in Kultur nimmt. Danach wird man sich vorstellen müssen, daß im rasch bewegten Wasser isolierte Fäden der fraglichen

Algen geschädigt (vielleicht geknickt) werden, und daß nur diejenigen weiterkommen, welche im Verbande des Polsters durch ihre Nachbarn Schutz erfahren.

Auch andere Bachalgen können in solchen Formen auftreten und ebenso sieht man am felsigen Meeresstrande nicht selten Callithamnien, Sphacelarien usw. durch die Brandung zu mehr oder weniger dichten Polstern zurechtgestutzt. Es werden offenbar alle Zweiglein, welche über die Polsteroberfläche vorragen, gleichsam weggeschoren.

Natürlich fällt es mir nicht ein, alle Algenpolster vom obigen Gesichtspunkt zu betrachten, z. B. wird niemand daran denken, die Gestalt des Codium Bursa auf diese Weise zu erklären.

Der Umstand, daß leblose Objekte Ballen bilden, wie die »Seeknödel«, wird vielleicht den Leser zu der Meinung veranlassen, es sei nicht angebracht, die Sache hier in diesem Abschnitt zu behandeln. Das ist ja auch zum Teil richtig, aber ich darf doch darauf hinweisen, daß nicht allein die Schere des Gärtners dichte Hecken, Kugelformen der Baumkronen usw. schafft, sondern daß auch die Pflanze sich daran beteiligt, indem sie durch das ständige Beschneiden zur Bildung immer neuer Seitensprosse gereizt wird, welche zwischen die älteren einrücken. Genau so, meine ich, liegt die Sache bei unseren Algen.

Die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Außenwelt.

Schon seit langer Zeit hatten sich die Algologen über die Launenhaftigkeit gewundert, mit welcher die Fortpflanzungsorgane bei den Algen zum Vorschein kommen. Man erkannte wohl, daß die Außenwelt bei jenen Vorgängen ein gewichtiges Wort mitrede, und man brachte auch in einzelnen Fällen die Faktoren heraus, welche den Prozeß bedingen, allein konsequent und mit Erfolg wurden die Phänomene der Fortpflanzung bei Algen und Pilzen erst durch Klebs studiert.

Zahlreiche Experimente ergaben die prinzipiell wichtige, allerdings auch längst geahnte Tatsache, daß Fäden und Hyphen von nicht wenigen Algen und Pilzen zum mindesten einige Jahre leben und wachsen können, ohne irgend welche Fortpflanzungsorgane zu erzeugen, vorausgesetzt, daß sie unter gewissen, annähernd konstant bleibenden Bedingungen gehalten werden. Werden aber diese derart geändert, daß eine Hemmung der vegetativen Prozesse eintritt, so pflegen alsbald Fortpflanzungsorgane zum Vorschein zu kommen, und es ist vielfach ganz gleichgültig, ob die vegetative Tätigkeit längere oder kürzere Zeit angedauert hatte.

Die vegetative Periode erscheint damit als eine Vorstufe für den Akt der Fortpflanzung, es ist aber keineswegs irrelevant, unter welchen äußeren Bedingungen jene Periode verlebt wurde. Von der Art und Weise, wie die Außenwelt während derselben auf die Algen gewirkt hat, hängt es ab, wie sie später bei einer im umgebenden Medium eintretenden Veränderung reagieren, d. h. gewisse Vorbedingungen führen die Reizbarkeit der Algen in einer bestimmten Richtung herbei und entscheiden darüber, ob überhaupt, ob durch diesen oder jenen Faktor die Auslösung der Fortpflanzungsprozesse möglich werde.

Die vorbereitenden Faktoren auf der einen, die auslösenden auf der anderen Seite aber sind in der Regel, und besonders im Freien, dieselben, welche auch sonst das Leben der Organismen fundamental beeinflussen, also Wärme, Licht, Sauerstoff, sonstige chemische Agentien usw. So ist es denn auf Grund dessen, was wir vom Getriebe in der Zelle wissen, nicht verwunderlich, daß im gleichen Versuch das nämliche Agens ver-

schiedene Wirkungen entfaltet; die Temperatur z. B. ermöglicht ganz allgemein die Lebensvorgänge, wirkt aber auch in gewissen Fällen als spezifischer Reiz für die Zoosporenbildung; das Licht schafft allgemein Nährmaterial, reizt aber daneben spezifisch zur Entwickelung von Sexualorganen usw. Dabei ist aber mit Klebs zu konstatieren, daß die Wirkungsgrenzen dieser und anderer Faktoren für die Fortpflanzung enger gezogen sind als für die vegetativen Prozesse. Letztere finden häufig noch statt, wo erstere nicht mehr möglich ist, z. B. vollzieht sich das Wachstum eines Vaucheria-Fadens bei einem Luftdruck von nur 3 mm, während die Fortpflanzung erst bei 40 mm einzusetzen vermag.

Über diese Dinge soll nun im folgenden das allerwichtigste berichtet werden.

Zoosporen und Gameten.

1. Die in Bächen und Flüssen wachsenden Algen, wie Vaucheria, Ulothrix, Oedogonium, auch Stigeoclonium, Draparnaldia, Hydrodictyon u. a., zeigen im strömenden Wasser ausgiebiges Wachstum, bilden aber (mit Ausnahme der Vaucheria sericea niemals Fortpflanzungsorgane. Diese entstehen erst, wenn man die Algen auf irgend einem Wege in stehendes Wasser überführt. Im allgemeinen dürften zunächst Zoosporen gebildet werden, Sexualorgane entstehen z. B. bei Vaucheria später, wenn man die Pflanzen sich selber überläßt (in ruhig stehenden Glashäfen usw.). Es ist aber natürlich auch möglich, direkt Antheridien und Oogonien zu erzielen, wenn man die geeigneten Methoden anwendet, von welchen weiter unten noch die Rede sein wird. *Fließendes Wasser.*

Worauf diese Erscheinungen beruhen, ist nicht hinreichend geklärt. Bewegtes Meer- oder Flußwasser wird von ruhig stehendem Kulturwasser der Algen um so verschiedener sein, je länger die Kultur andauert. Die Verschiedenheiten im einzelnen aber sind nicht genügend bekannt, schon deswegen nicht, weil man nicht weiß, ob die Algen außer Sauerstoff noch andere Substanzen in beachtenswerter Menge an das umgebende Medium abgeben. Zweifellos ist aber der Sauerstoffgehalt bewegter Wässer größer als der ruhender, und deshalb hat Klebs angenommen, daß im sauerstoffreicheren Medium das Wachstum gefördert, beim Übergange in das O-ärmere Wasser aber derart gehemmt werde, daß nun speziell Zoosporenbildung einsetzen muß. Leider läßt sich die immerhin plausible Hypothese nicht ganz erweisen, es gelang z. B. nicht, Kulturen in ruhigem Wasser dadurch zur Zoosporenbildung zu zwingen, daß man ihnen den Sauerstoff partiell entzog.

Bezüglich der Bildung von Sexualorganen drückt sich Klebs auch etwas zurückhaltender aus und meint, daß wohl mehrere Faktoren zusammenwirken müssen und zwar die Veränderung der Bewegung, der Temperatur, der chemischen Beschaffenheit usw.

2. Algen feuchter Standorte, z. B. Vaucheria repens, Protosiphon, Hormidium, Bumilleria, »Protococcus viridis« u. a. werden zu reichlicher Schwärmerbildung angeregt, wenn man die in Luft befindlichen Pflanzen mit Wasser übergießt. Entscheidend ist dabei der plötzliche Übergang; eine ganz langsame Überführung aus einem Medium in das andere wirkt nicht. Überhaupt ist diese Prozedur kein Universalmittel. Viele Algen reagieren nicht darauf (z. B. Conferva), auch wenn sie lange feucht kultiviert wurden. *Feuchtigkeit.*

Im Gegensatz zu solchen Formen pflegen manche Vaucherien (clavata, terrestris) u. a. ihre Sexualorgane in feuchter Luft leichter zu bilden als in Wasser, und für manche andere Arten ist eine solche zum mindesten kein Hemmnis.

Temperatur. 3. Die Temperatur spielt mit Ausnahme einiger gleich zu erwähnender Fälle als auslösendes Agens bei der Bildung von Fortpflanzungsorganen keine nennenswerte Rolle, um so bedeutungsvoller ist sie für die Vorbereitung und für die Ausführung jenes Vorganges in den einzelnen Zellen.

Die Bachalgen sind meistens an niedere Temperaturen angepaßt; so wächst Ulothrix zonata am besten bei Temperaturen unter 15°, 15—20° sind schon ungünstig: Zoosporen bilden sich im Eiswasser, und Klebs sah bei 0—1° die Zoosporenbildung 1—2 Wochen fortdauern, wenn er die Alge aus fließendem in stehendes Wasser überführte.

Andere Algen sind auf höhere Temperaturen gestimmt, besonders die Erdalgen, wie Protosiphon u. a. Gerade für diese hat Klebs die Temperaturgrenzen festgelegt. Übergoß er in Luft gewachsene Exemplare mit Wasser, so bildeten diese ihre Zoosporen bei 4—6° in 24—48 Stunden, bei 23—26° schon in $2^1/_2$—3 Stunden. Letztere Grade stellen das Optimum der Temperatur dar. Andere Algen verhalten sich ähnlich; gelegentlich, z. B. bei Conferva und Bumilleria, fand Klebs bei 20—24° große Launenhaftigkeit, die er ausführlicher bespricht. Die Temperaturen für die Entstehung der Zoosporen pflegen die gleichen zu sein wie für die Bildung der Sexualorgane.

Handelt es sich hier um Vorgänge allgemeiner Art, so kann doch die Temperatur wohl auch spezifisch auf die Reizbarkeit wirken. So wird nach Klebs bei Draparnaldia die Fähigkeit zur Zoosporenbildung unterdrückt, wenn man das Pflänzchen bei Zimmertemperatur in kleinen Gefäßen kultiviert; sie wird wiederhergestellt, wenn man die Alge in kühles, fließendes Wasser zurückbringt. Hier ist freilich nicht genau zu übersehen, ob wirklich die Temperatur oder die sonstige Beschaffenheit des Wassers entscheidend ist. Bei Oedogonium diplandrum dagegen scheint es klar, daß ein Aufenthalt in Temperaturen über 10° einen indifferenten Zustand erzeugt.

Plötzliche Temperaturveränderung kann in gewissen Fällen die Zoosporenbildung auslösen; besonders klar sind die Versuchsresultate in dieser Richtung bei Oedogonium diplandrum, bei welchen im Januar Übertragung aus einem kalten Zimmer in ein solches von ca. 15° mit Sicherheit Zoosporen hervorrief. Auch in anderen Fällen kann der Auslösungsprozeß durch rasch gesteigerte Temperatur begünstigt werden; umgekehrt aber ist nur für Bumilleria bekannt, daß eine Herabsetzung der Wärme von 13—17° auf 5—6° zoosporenbildend wirkt.

Licht. 4. Das Licht muß naturgemäß ein Hauptfaktor im Leben der grünen Algen sein. Es wirkt so mannigfaltig, daß wir die Sache am besten an einigen Beispielen demonstrieren.

Oedogonium diplandrum stellt den einfachsten Fall dar. Auch nach 14tägigem Aufenthalt im Dunkeln können die Fäden der Alge noch Zoosporen bilden. Die Reizbarkeit geht also dadurch nicht verloren, und es ist ersichtlich, daß die durch das Licht vermittelte Ernährung nur in lockerem Zusammenhang mit der Zoosporenbildung steht. Diese wird erst unmöglich, wenn das Pflänzchen dem Hungertode nahe ist.

Anders Stigeoclonium tenue. Hier ist das Licht für eine kräftige Entwickelung weit notwendiger, und schon nach wenigtägigem Aufenthalt im Dunkeln wird die Alge so geschädigt, daß sie auch keine Zoosporen mehr zu bilden vermag. Man kann zweifeln, ob diese Vorgänge zu der Assi-

milation in direkter Beziehung stehen, es handelt sich wohl mehr um allgemeine Lebensbedingungen. Stigeoclonium ist eben eine »Lichtpflanze«.

Ulothrix ist ähnlich, sie kränkelt nach kurzer Verdunkelung und hat oft schon nach 24stündigem Aufenthalt im dunklen Raume die Fähigkeit der Zoosporenbildung verloren. Eine spezifische Vorbereitung der Zoosporenbildung durch das Licht liegt auch hier kaum vor, wenn auch die Fähigkeit dazu bei Ulothrix im Dunkeln rascher erlischt als andere Funktionen.

Bei Ulothrix, Stigeoclonium, Oedogonium diplandrum usw. lösen Lichtreize, mögen sie in Verdunkelung oder in Besonnung bestehen, niemals Zoosporenbildung aus. Vergleichen wir aber damit Vaucheria clavata, so liegt die Sache anders. Die Reizbarkeit wird wie bei Oedogonium diplandrum auch durch lange Verdunkelung nicht aufgehoben. Führt man aber im Licht erzogene Kulturen in Dunkelheit über, oder setzt man auch nur die Beleuchtung erheblich herunter, so erfolgt Zoosporenbildung. Klebs studierte die Vorgänge mit Hilfe von Auerlampen näher und fand u. a., daß nicht der plötzliche Wechsel von Hell und Dunkel wirksam ist, sondern die länger dauernde Entziehung des Lichtes, denn die Zoosporenbildung geht mindestens tagelang fort und hört oft erst auf, wenn die Pflanze an Nahrungsmangel leidet.

Überführung in helles Licht sistiert die Zoosporenbildung wieder.

Oedogonium capillare, Hormidium und Protosiphon verhalten sich ähnlich, auch bei ihnen hemmt ceteris paribus Beleuchtung die Zoosporenbildung, während Verdunkelung sie auslöst. Die Hemmung ist bei Protosiphon so stark, daß am Abend eines hellen Tages nicht immer leicht Zoosporen zu erhalten sind, während solche am Morgen recht bald gebildet werden.

Daran reiht sich dann Bumilleria. Wenn diese während der trüben Wintermonate auf feuchtem Lehm wächst, entstehen Zoosporen beim Übergießen mit Wasser stets, mag man die Kulturen verdunkeln oder am Licht halten. In den hellen Sommermonaten aber hemmt das Licht an Lehmpflanzen die Zoosporenbildung so weit, daß einfache Wasserbehandlung nicht zum Ziele führt, man muß, um Zoosporen zu erhalten, auch noch verdunkeln. Zellen in Nährsalzlösungen verhalten sich ähnlich, sie sind im Sommer soweit reizbar, daß sie auf Belichtung und Verdunkelung direkt reagieren wie Vaucheria.

Wo das Licht bei allen erwähnten Formen entscheidend in die Zoosporenbildung eingreift, hemmt es diesen Prozeß, es tritt aber umgekehrt bei ihnen fast überall als Förderer auf, wenn es sich um Entstehung der Sexualorgane handelt.

In Wasserkulturen der Vaucheria repens z. B. erzielt man Antheridien und Oogonien ziemlich sicher, wenn man sie der hellen Beleuchtung am Fenster oder an einer Lampe aussetzt. Das Licht wirkt hier doppelt, nämlich fördernd und auslösend. Die Vorbereitung besteht in der Photosynthese hinreichenden Nährmaterials. Das Vorhandensein eines solchen ist im Gegensatz zur Zoosporenbildung in diesem Fall eine direkte Bedingung, und das ist verständlich, weil ja für Aufspeicherung von Reservesubstanzen in den Oosporen genügende Mengen vorgebildet sein müssen.

Die Auslösung des Bildungsprozesses der Oogonien und Antheridien durch das Licht ist im einzelnen nicht wohl zu definieren; nur so viel ist klar, daß Licht nur für die erste Anlage der fraglichen Organe verlangt wird. Ist diese einmal vorhanden, so erfolgt deren Ausgestaltung und Befruchtung im Dunkeln.

Daß die Auffassung von der doppelten Funktion des Lichtes richtig ist, bestätigen die Klebs'schen Versuche mit 2—4 % igen Rohrzuckerlösungen, in welchen die Entstehung der Sexualorgane wesentlich rascher erfolgt (4—5 Tage) als in reinem Wasser. Zunächst hemmt die Zuckerlösung das Wachstum und schafft so günstigere Bedingungen für die Fortpflanzung. Das ist aber für uns nicht die Hauptsache. Kultiviert man die Algen im hellen Licht in Zucker, aber bei Kohlensäureausschluß, so erfolgt auch die Oogonien- und Antheridienbildung. Hier schafft der Zucker all das Nährmaterial, welches sonst durch die Photosynthese geliefert wird und ersetzt so die vorbereitende Arbeit des Lichtes. Die auslösende aber kann er nicht ersetzen, denn Zuckerkulturen im Dunkeln liefern niemals Geschlechtsorgane.

Was die erforderliche Helligkeit betrifft, so gibt Klebs an, daß Wasserkulturen von Vaucheria bei 25 cm Entfernung von einem Auerbrenner in 10 Tagen Sexualorgane bilden, bei größerer Distanz aber steril bleiben. Zuckerkulturen bilden Oogonien usw. noch in 75 cm Entfernung. Im übrigen spricht das Vorleben gerade hier ein kräftiges Wort mit.

Licht verschiedener Wellenlängen wirkt auch verschieden, doch sind die in dieser Richtung erzielten Resultate noch nicht gerade sehr präzis.

Oedogonium, Chlamydomonas, Cosmarium, Spirogyra u. a. verhalten sich dem Licht gegenüber nicht wesentlich anders wie Vaucheria. Besonders leicht ist es, bei Spirogyra durch Belichtung Gametenbildung und Kopulation herbeizuführen.

Das ist aber nicht überall so, die Verhältnisse liegen oft recht kompliziert; als Beispiel dafür mag Hydrodictyon erwähnt sein, das trotz vieler Arbeit noch nicht in allen Eigenheiten erkannt ist und dem Experimentator auch wohl noch in Zukunft manche Nuß zu knacken geben wird. Die Dinge sind schon deswegen schwierig, weil in der nämlichen Zelle, wie Klebs betont, die Neigung zur Zoosporenbildung mit derjenigen zur Gametenbildung fast ständig gleichsam kämpft. Das Endresultat eines Versuches hängt deshalb mehr als irgendsonst bei einer Alge von dem Vorleben derselben ab.

Wird Hydrodictyon in reichlichem Wasser oder in Nährlösung (schwach) bei heller Beleuchtung kultiviert, so erwirbt es einen ziemlichen Grad der Reizbarkeit und wird nun durch Überführung in reines Wasser, sowie durch manche anderen Reize zur Zoosporenbildung genötigt, aber es reagiert nicht in diesem Sinne auf Verdunkelung. Anders in kleinen Wassermengen, da zerstört das Licht die Fähigkeit zur Zoosporenbildung, dieselbe kann aber durch Verdunkelung wiederhergestellt werden, und jetzt fördert merkwürdigerweise Beleuchtung die Zoosporenbildung.

Jene in kleiner Wassermenge beleuchteten Hydrodictyen, denen Zoosporenbildung abgeht, liefern leicht Gameten. Das Licht schafft hier nach Klebs organisches Nährmaterial, der Mangel an Salzen besorgt die unerläßliche Wachstumshemmung. Licht ist aber nicht immer notwendig, z. B. ist es entbehrlich in Zuckerkulturen, und besonders eigenartig verhalten sich Netze, welche mit schwacher Neigung zur Zoosporenbildung in Maltoselösung gehalten werden. Für sie ist Verdunkelung unerläßlich, wenn Gameten gebildet werden sollen; bei Belichtung entstehen nämlich Zoosporen. Klebs demonstrierte hübsch, wie ein »Maltose-Netz« zur Hälfte verdunkelt wurde und dann aus der hellen Hälfte Zoosporen, aus der dunkeln Gameten lieferte.

Aber auch bei solchen Komplikationen hat es nicht sein Bewenden. Denn Hydrodictyen mit starker Disposition zur Zoosporenbildung liefern

in Maltose im Hellen wie im Dunkeln Zoosporen, und Netze mit starker Gametenstimmung erzeugen auch stets Gameten.

Ich meine, buntere Verhältnisse könne es kaum geben, aber ich glaube resp. hoffe auch, daß bei erneutem Studium gerade solche zunächst sehr komplizierten Dinge sich werden auf einfachere Verhältnisse zurückführen lassen.

5. Daß der Sauerstoff als solcher die Bildung von Fortpflanzungsorganen auslöst, konnte bislang nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden, dagegen ist es selbstverständlich, daß sowohl Fortpflanzungs- als auch Wachstumsprozesse allgemein von ihm abhängig sind, und zwar jede der genannten Erscheinungen in etwas anderer Weise. Klebs fand, daß die Fäden von Vaucheria noch bei einem Gasdruck von 3 mm zu wachsen vermögen, Zoosporenbildung hört aber bei der gleichen Pflanze schon bei 40 mm (s. oben S. 249) auf, und Sexualorgane zeigen sich im normalen Zustand erst bei 118 mm Gasdruck, wenn sie auch bei 80 mm schon angelegt werden können. *Sauerstoff.*

6. Klebs hat auch vielfach mit Nährsalzlösungen operiert; er verwandte das bekannte, von Knop für Wasserkulturen angegebene Salzgemenge. Brachte er Fäden von einer in Wasser erwachsenen Vaucheria repens in eine 0,1—0,5 %ige Lösung jener Salze, so wurden dieselben zu lebhaftem Wachstum angeregt, bildeten aber keine Zoosporen; das geschah erst, wenn die Nährlösung durch reines Wasser ersetzt wurde. Das ist der einfachste und klarste Versuch; in anderen Fällen sind die Dinge komplizierter. Wird z. B. ein in Luft erwachsenes Fadensystem in Nährlösung gebracht, so findet hier Zoosporenbildung statt, doch pflegt dieselbe bald aufzuhören, und zwar meistens rascher als in ähnlichen Versuchen, die mit reinem Wasser angestellt waren. *Nährsalze.*

Auch solche Fäden können, selbst wenn sie wochenlang in der Nährlösung verweilten, noch durch Übertragung in Wasser zur Zoosporenbildung veranlaßt werden. Sie verlieren aber schon nach kürzerer Zeit die Fähigkeit, auf andere Reize (z. B. auf Verdunkelung) entsprechend zu antworten.

Das alles gilt für die obenerwähnten Konzentrationen; Lösungen von 0,7—2 % hemmen unter allen Umständen sofort die Zoosporenbildung von Fäden, welche mit ihnen in Berührung kommen; nur Wasserwechsel löst den Prozeß wieder aus.

Um so merkwürdiger ist es, daß in 0,6 %igen Nährlösungen Zoosporen scheinbar »von selbst« entstehen. Eine ausreichende Klärung fand diese Erscheinung bislang nicht.

Zu der soeben besprochenen Vauch. repens steht V. clavata in ziemlich scharfem Gegensatz. Nährlösungen fast aller Konzentrationen hemmen deren Wachstum und fördern direkt die Zoosporenbildung. Fäden, welche aus Wasser usw. in die Nährlösung gebracht werden, können wochenlang Zoosporen produzieren, sie bedürfen dazu aber des Lichtes. Unter diesen Umständen ist es begreiflich, daß Wasserbehandlung nur einen sehr beschränkten Einfluß ausübt.

Der Vaucheria repens ähnlich verhalten sich Hormidium, Bumilleria, auch Draparnaldia mit einigen Modifikationen; Algen der Bäche dagegen, wie Ulothrix, Stigeoclonium, Oedogonium, reagieren nur wenig auf Nährlösungen, und bei Conferva bleibt der Übergang aus solchen in Wasser völlig wirkungslos.

Eine starke Reaktion auf die Nährsalze läßt aber wieder das interessante Hydrodictyon erkennen, das deshalb hier noch kurz besprochen sein mag. Bringt man jene Alge in die bekannte Lösung, die übrigens in Kon-

zentrationen bis zu 4% ertragen wird, so vermehren sich die Zellkerne, die Chromatophoren lösen einen Teil ihrer Stärke auf, sie vergrößern und verdicken sich erheblich. Die Vorgänge sind ohne Mitwirkung des Lichtes nicht möglich, und dieses ist es auch, welches, wie wir schon oben zeigten, in Verbindung mit den Salzen eine starke Neigung zur Zoosporenbildung hervorruft. Letztere ist in dünnen Lösungen (bis 0,1%) nicht selten so kräftig, daß sie auch ohne Reiz von außen zum Durchbruch kommt und direkt Zoosporen liefert; im konzentrierteren Medium freilich erfolgt das nicht, da hemmt das Salz die Entwickelung der Schwärmer, und diese entstehen erst auf einen Reiz hin, nämlich durch Übertragung in Wasser. Dabei muß in der Regel wieder das Licht wirken, und Klebs meint, daß durch dieses Maltose oder doch ein ähnlicher Körper erzeugt werde, welcher für die Zoosporenbildung nötig oder nützlich sei. Er kommt auf diesen Gedanken, weil unter Umständen eine Beigabe von Maltose sich als förderlich erwies.

Weitere Einzelheiten mögen bei Klebs nachgesehen werden.

Wir haben bislang im wesentlichen von der Entstehung der Zoosporen unter dem Einflusse von Nährsalzen gesprochen, und zwar deswegen, weil Nährsalzkulturen fast immer zur Bildung ungeschlechtlicher Schwärmer stimmen, Gameten sind aus ihnen, wenigstens bei Algen, welche überhaupt beiderlei Organe bilden, kaum zu erhalten, wie besonders Hydrodictyon gut demonstriert.

Die Wirkung der Salzlösungen ist in alle Einzelheiten nicht bekannt. Sie ist sicher keine rein osmotische, denn eine Salpeterlösung wirkt ganz anders wie eine isotonische Rohrzuckerlösung, zudem fördern saure Lösungen die Zoosporenbildung, während alkalische sie hemmen.

Im allgemeinen kann man mit Klebs annehmen, daß die fraglichen Salze Ernährung und Wachstum fördern, und daß ähnlich, wie im fließenden Wasser, die Fortpflanzung gehemmt ist, solange jene die Oberhand haben. Werden aber die vegetativen Prozesse durch Verbrauch oder Entziehung der anorganischen Verbindungen retardiert, so tritt die Fortpflanzung in ihre Rechte.

Natürlich ist damit noch nicht erkannt, wie die einzelnen Salze in dem verwandten Gemenge wirken, und leider ist in dieser Richtung noch sehr wenig untersucht. Mir ist eigentlich nur eine gelegentliche Angabe von Benecke bekannt, nach welcher sich Vaucheria-Keimlinge in stickstofffreien Lösungen sehr rasch mit zahlreichen Sexualorganen bedeckten. Auch Staurospermum und Mougeotia konnten in solchen Lösungen unschwer zur Kopulation gebracht werden. Stickstoffhaltige, aber phosphorfreie Medien wirkten nicht im gleichen Sinne.

Da Stickstoffmangel zweifellos die Ernährung hemmt, fallen Benecke's Befunde wohl unter die allgemeinen Gesichtspunkte, welche Klebs heraushebt, allein die Sache bedarf wohl noch in mehr als einer Richtung erneuter Bearbeitung.

Organ. Verbindungen. 7. Klebs hat gefunden, daß manchen organischen Verbindungen eine spezifische Wirkung auf die Zoosporenbildung zukommt. Wir erwähnten schon, daß Maltose bei Hydrodictyon die Zoosporenbildung fördert; bei Conferva, welche daraufhin speziell studiert wurde, ist es besonders das Inulin, welches die Schwärmerentwickelung mächtig anregt; denn auch in Kulturen, die auf andere Weise nicht mehr zur Fortpflanzung zu bringen sind, wirkt eine Lösung jenes Körpers mit Sicherheit. Dem Inulin reihen sich an: Amygdalin, Aeskulin, Salizin, Maltose, Raffinose, Sorbit, und zwar wirken die Körper in der hier gegebenen Reihenfolge.

Ihnen schließen sich andere an, wie Mannit, Dulzit, Rohrzucker usw., die teils relativ indifferent sind, teils eine Hemmung, besonders bei längerer Einwirkung, ausüben. Von ihnen ist der Rohrzucker am besten untersucht; seine Lösung übt in einer Konzentration von 1—4% kaum eine spezifische Wirkung aus, in ihr entstehen bei Vaucheria, Hydrodictyon u. a. Schwärmer in derselben Weise wie in reinem Wasser, falls anderweit dazu die Voraussetzungen gegeben sind. Bei Oedogonium, Ulothrix u. a. ist eine geringe Förderung jenes Prozesses zu verzeichnen. In stärkeren Lösungen von 20% vollziehen sich noch alle Teilungen und Umlagerungen, welche schließlich zur Zoosporenbildung führen, aber diese Körper sind nicht mehr imstande, die Mutterzelle zu verlassen. Schon bei etwa 12% werden keine Schwärmer mehr entleert. Ähnlich Hydrodictyon. Auch diese Alge liefert noch bei 20% Zoosporen, aber schon bei 6% pflegt die regelrechte Anordnung derselben zu Netzen zu unterbleiben.

In den Lösungen des Rohrzuckers, des Dulzits usw., mehr noch in Frucht- und Traubenzucker wird die Schwärmerbildung nach meist nicht sehr langer Zeit gehemmt, sie kann freilich durch Entfernung des Zuckers wieder ermöglicht werden.

Mit Unterdrückung der Neigung zur Zoosporenbildung durch Zucker steigt dann bei vielen Algen die Fähigkeit zur Ausbildung der Sexualorgane. Wir sahen schon oben, daß Rohrzucker diesen Prozeß bei Vaucheria begünstigt, wenn er in Lösungen von 2—4% angewandt wird, oberhalb dieser Konzentration freilich hemmt er die Vorgänge mehr oder weniger energisch. Auch für andere Algen wirkt Zucker günstig auf die Gametenbildung, z. B. ist es auch bei Hydrodictyon neben anderen Faktoren dieser Körper, welcher die Neigung zur Gametenbildung steigert.

Ob der Zucker nur osmotisch wirkt, mag billig dahingestellt sein; es ist aber nicht ganz klar, in welcher Richtung seine chemischen Eigenschaften sich betätigen mögen.

Parthenogenesis.

In früheren Kapiteln des Buches haben wir berichtet, daß Protosiphon, Ulothrix, Draparnaldia, Chlamydomonaden, Chroolepideen, denen sich Ectocarpus, Cutleria u. a. zugesellen, seit mehr oder weniger langer Zeit als Beispiele für Parthenogenesis bekannt sind. Bei ihnen allen können die Gameten bald kopulieren, bald sich isoliert entwickeln, je nach Umständen und Verhältnissen; die Sexualität befindet sich gleichsam noch ungefestigt im labilen Gleichgewicht. Das ist verständlich, weil die meisten der oben erwähnten Algen als isogame Formen noch auf einer relativ niedrigen Stufe stehen. In höheren Regionen des Algenreiches, wo die Oogamie dominiert, ist dagegen die Sexualität zu einer recht stabilen Einrichtung geworden, die eine Parthenogenesis kaum noch zuläßt. So ist denn bei den Siphoneen (sogar den isogamen), bei Coleochaeten, Oedogoniaceen, Volvocinen, Fucaceen usw. eine isolierte Entwickelung des Eies nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Auch die Thuret'schen Angaben über Fucus ziehen Farmer und Williams neuerdings in Zweifel.

Um so mehr überrascht es, in der hoch entwickelten Chara crinita, allerdings der einzigen Art dieser Gattung, ein Beispiel für Parthenogenesis zu finden. Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, daß in dieser wie in den obengenannten Familien weitere Fälle nachgewiesen werden, sobald man noch genauer untersucht; und dies um so weniger, als man heute weiß, daß

auch bei höheren Pflanzen (Marsilia, Antennaria, Alchemilla) solche Dinge vorkommen können.

Bei allen erwähnten Formen handelt es sich, das sei betont, um die einfache Parthenogenesis, daneben aber gibt es noch Fälle von Apogamie, z. B. bei Spirogyra mirabilis dürfte die Fähigkeit, einen Sexualakt einzugehen, den Gameten vollkommen abhanden gekommen sein.

Im allgemeinen ist es wiederum die Außenwelt, welche den Gameten dort, wo sie überhaupt Einflüssen zugänglich sind, die Neigung zur Kopulation nimmt oder verleiht, und zwar können äußere Faktoren wirksam sein, wenn die Sexualzellen bereits von der Mutterpflanze getrennt sind, sie können aber auch während der Entwickelung derselben einen entscheidenden Einfluß ausüben.

Eins der nettesten Beispiele letzterer Art hat Klebs in Protosiphon gefunden. Gameten verschiedenster Herkunft kopulieren bei dieser Pflanze verhältnismäßig leicht. Läßt man nun auf Zellen, welche mit der Gametenbildung besonders in den letzten Stadien beschäftigt sind, Temperaturen von 25—27° einwirken, so wird an den resultierenden Schwärmern unweigerlich Parthenogenesis beobachtet. Im Gegensatz dazu kopulieren die bei niederen Temperaturen entstandenen Gameten sehr leicht. Auch Nährlösungen können nicht bloß bei Protosiphon, sondern u. a. auch bei Hydrodictyon in ähnlichem Sinne wie Temperatursteigerung wirken, dazu gesellt sich in anderen Fällen Verdunkelung usw.

Bereits ausgeschlüpfte Gameten lassen sich bei Protosiphon durch Zusatz der bekannten Knop'schen Nährsalzlösung ($^1/_2$—1%ig) an der Kopulation verhindern, während bei Chlamydomonas fertig gebildete Gameten durch Verdunkelung parthenogenetisch werden. Als »fertig« darf man auch wohl die Gameten von Spirogyra u. a. in dem Moment betrachten, wo die Kopulationsfortsätze gebildet und die Plasmamassen in den betreffenden Zellen kontrahiert sind. Läßt man auf derartige Spirogyra-Fäden die erwähnte Nährsalzlösung einwirken, oder führt man sie aus schwächeren Zuckerlösungen in stärkere über, so erhält man reichlich Parthenosporen.

In diesen Fällen, in denen es sich stets um Isogameten handelt, hat es der Experimentator also in der Hand, nach Belieben Zygoten oder Parthenosporen hervorzurufen. Nicht so leicht ist das, und nicht so klar in ihren Ursachen liegen die Dinge bei einigen anderen parthenogenetischen Prozessen, bei welchen es sich um Gameten verschiedener Größe resp. verschiedener Beschaffenheit handelt. Wir erwähnten schon in Bd. I die parthenogenetische Keimung männlicher wie weiblicher Gameten von Ectocarpus und fügen hier noch hinzu, daß man bei den Untersuchungen über diese Vorgänge zwar die Überzeugung gewinnt, auch hier spiele die Außenwelt eine entscheidende Rolle, daß aber eine Präzisierung der einzelnen Faktoren bisher nicht gelang.

Ganz ähnliches gilt für die Parthenogenesis der Cutlerien und ihrer Verwandten. Reinke wie Falkenberg konnten bei Neapel die Kopulation der Cutlerien glatt beobachten, unbefruchtete Eier gingen stets zugrunde, deshalb glaubte man Thuret's und Crouan's älteren Angaben, wonach die weiblichen Gameten der fraglichen Form an den bretonischen Küsten unbefruchtet keimen, möchten wohl auf einem Irrtum beruhen. Allein sie sind zweifellos richtig, denn neuerdings zeigte Church (**1**, 405), daß auch an den Küsten von England Cutleria multifida meistens parthenogenetisch keimt. Während bei Neapel nach Reinke das Verhältnis von Männchen und Weibchen 3 : 2 zu sein pflegt, treten an Englands Küsten im August männliche Pflanzen nur ganz spärlich auf, und in den übrigen

Monaten werden sie überhaupt nicht mehr gefunden. Die weiblichen Exemplare sind dagegen sehr reichlich vertreten, und die entleerten Eier keimen fast alle ohne Befruchtung.

Die Neigung zur parthenogenetischen Entwickelung ist unter den Braunalgen aber keineswegs auf die Cutlerien beschränkt. SAUVAGEAU schildert (1, 468) auch für Giffordia secunda ein reichliches Auftreten der Antheridien im Juli, ein völliges Schwinden derselben im August. Oogonien werden zu dieser Zeit noch reichlich entwickelt. Die Eier keimen parthenogenetisch, aber sehr langsam — fast wie Zoosporen. Kompliziert wird der Vorgang, der im einzelnen wohl noch einmal studiert werden müßte, dadurch, daß viele unbefruchtete Eier unter Aufplatzen zugrunde gehen.

Sehen wir aber bei den genannten Gattungen ein periodisches Schwinden der Antheridien, so liegt die Annahme nahe, daß ähnliche Formen in dieser Richtung noch weiter vorgeschritten sind und ihre Antheridien vollends einbüßten; sie behielten nur noch Oogonien mit parthenogenetischen Eiern. Das dürfte besonders für einige Ectocarpus-Arten zu vermuten sein, welche aus plurilokulären Sporangien große, ohne Befruchtung keimende Schwärmer entleeren, denen eine außerordentlich große Ähnlichkeit mit den Eiern von Giffordia secunda zukommt.

Der Cutleria völlig analog ist sodann die schon erwähnte Chara crinita. Diese Pflanze ist fast über ganz Europa und weiter verbreitet. Im Norden unseres Kontinents werden nur weibliche Exemplare gefunden, obgleich man nach Männchen sehr energisch gesucht hat. Hier reifen aber trotzdem die Eiknospen aus, und es unterliegt keinem Zweifel, wie schon AL. BRAUN betont hat, daß Parthenogenesis gegeben ist. MIGULA hat das auch durch Kulturversuche noch bestätigt. An gewissen Standorten in Südeuropa kommen aber auch Antheridien tragende Exemplare unserer Chara in nennenswerter Menge vor, und hier dürfte einer Befruchtung nichts im Wege stehen.

Die parthenogenetischen Vorgänge bei Cutleria und Chara liegen ein wenig anders als bei den niederen grünen Algen, es handelt sich nicht um eine Hemmung der sexuellen Tätigkeit zweier vorhandener Gameten, sondern um die Beseitigung oder Nichtausbildung des einen Geschlechts. Die Sache verhält sich ganz ähnlich wie bei dem sogen. Generationswechsel der Cutleria-Aglaozonia, wo ja auch die eine Fortpflanzungsform in gewissen Gegenden unterdrückt ist. Hierfür äußere Faktoren verantwortlich zu machen, liegt um so näher, als es ja KLEBS bei Vaucheria gelang, durch kulturelle Eingriffe die bevorzugte Ausbildung des einen Geschlechts herbeizuführen; allein genauer präzisiert sind weder für Cutleria noch für Chara jene Faktoren, und wenn CHURCH glaubt, die Temperatur sei für die erste Gattung das treibende Agens, so ist das wenigstens nicht mit voller Sicherheit erwiesen; man muß sich leider mit dem schönen Wort Klima in diesem Fall begnügen.

Die Befunde an unseren Algen klingen an das an, was LOTSY über Balanophoren, speziell über B. globosa berichtet. Von dieser Pflanze fand er überhaupt keine männlichen Exemplare, und es ist fraglich, ob solche noch existieren. Die Pflanze dürfte »verwitwet« sein, und es ist durchaus möglich, daß die Cutleria oder Chara einmal dasselbe Schicksal ereilt, es brauchen z. B. nur die relativ wenigen Standorte, welche männliche Exemplare der Chara crinita beherbergen, durch Natur oder Menschenhand zerstört werden, um dieses Resultat herbeizuführen.

Es erübrigt noch die Frage, ob die aus unbefruchteten Sexualzellen hervorgehenden Parthenosporen sich überall den Zygoten resp. Oosporen

gleich verhalten. Die Sache ist verschieden. Bei Chara crinita sind keine Unterschiede von normalen Früchten bemerkbar, auch bei Cutleria, sowie bei Spirogyra u. a. unterscheiden sich die Parthenosporen weder im Aussehen noch in der Weiterentwickelung nennenswert von den Zygoten.

Bei Ulothrix dagegen liefern die Parthenosporen nach Klebs nur zwei Keimlinge, während die Zygoten deren vier produzieren. Darin gibt sich eine geringere Entwickelungsfähigkeit der parthenogenetischen Elemente zu erkennen, die auch anderswo, z. B. bei den Ectocarpeen hervortritt. Die Keimlinge aus nicht kopulierten Gameten sind wenigstens in der Jugend schwächer als die aus den Zygoten hervorgehenden, und bei Dictyota geht die Sache nach Williams so weit, daß die unbefruchteten Eier sich zwar teilen, aber nicht zu normalen Pflanzen werden. Der Autor konnte sogar nachweisen, daß in diesem Fall die Karyokinesen recht abweichend von denjenigen normaler Dictyota-Zygoten ausfallen.

Auch Protosiphon gestattet äußerlich eine Unterscheidung der Zygoten von den Parthenosporen. Erstere sind mit derber Membran versehen und sternförmig, letztere erscheinen ziemlich dünnwandig. Dazu kommen physiologische Unterschiede: die Zygoten ruhen, die Parthenosporen keimen direkt; sie werden also alsbald wieder vegetativ, und insofern erinnern sie an die Gameten von Chlamydomonas, die ohne Kopulation sich sehr rasch zu vegetativen Zellen ausgestalten.

Die Mannigfaltigkeit im Verhalten der parthenogenetischen Zellen bei der Keimung gestattet kaum allgemeine Schlüsse zu ziehen; jedenfalls darf man nicht glauben, wie das mehrfach geschah, daß die fraglichen Gebilde stets eine mangelhafte Entwickelungsfähigkeit besitzen, wenn das auch für viele Fälle sichergestellt ist.

Loeb zeigte, daß unbefruchtete Eier von Seeigeln einige Teilungen erfahren, wenn sie in eine Lösung von Chlormagnesium gebracht werden; und Winkler beobachtete ähnliches, als er die gleichen Eier mit einem Auszug aus dem Sperma des Seeigels behandelte. Verbunden mit den Versuchen Nathansohn's, in welchen die Eizellen von Marsilia durch Erwärmung auf gewisse, mäßig hohe Temperaturen zu parthenogenetischer Entwickelung angeregt wurden, scheinen mir diese Versuche die physiologischen Vorgänge auch bei der Parthenogenesis der Algen bis zu einem gewissen Grade klarzulegen. Es handelt sich bei Protosiphon, Spirogyra, Ulothrix usw. offenbar um Entwickelungsreize. Bestimmte Temperaturgrade bei Protosiphon, Nährlösungen und Zucker bei Spirogyra wirken offenbar hemmend auf den Sexualakt als solchen, sie reizen aber auch wieder den einzelnen Gameten zu selbständiger Entwickelung. Bei Chara und Cutleria liegen die Dinge insofern komplizierter, als ja zunächst nur eine Beseitigung des Männchens stattfindet. Aber die äußeren Bedingungen schaffen auch sicher direkt eine Neigung zur Parthenogenese, wenigstens bei Cutleria, denn die Eier derselben üben vielfach auf Spermatozoiden keine Anziehung mehr aus, auch wenn solche vorhanden sind.

Leider ist das Erwähnte alles, was über die direkten Ursachen der Parthenogenesis bekannt geworden ist. Immerhin gibt es einige Anhaltspunkte und gewährt wohl auch Ausblicke auf die Befruchtung.

Lassen sich nämlich Gameten (Eier) durch jene rein äußeren Einwirkungen zur Weiterentwickelung bringen, dann darf man wohl mit Hertwig, Boveri, Winkler, Strasburger, Goebel, Graf Solms u. a. schließen, daß bei dem üblichen Verlauf der Befruchtung zweierlei Vorgänge scharf auseinander zu halten sind: Erstens wird der unbefruchtete Gamet (Ei durch Vereinigung mit einem zweiten (Sperma) in die Lage versetzt, sich

überhaupt weiter zu entwickeln, und zweitens findet eine Kombination der Eigenschaften zweier Individuen statt. Der letztgenannte Vorgang ist unweigerlich an feste Bestandteile der Zelle (Kern usw.) gebunden, die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit aber erfolgt durch Enzyme oder irgendwelche anderen chemisch-physikalischen Mittel. Normalerweise sind letztere an die männliche Zelle geknüpft, sie können aber auch von dieser losgelöst wirken resp. durch andere ersetzt werden, welche sich in der Umgebung der zu befruchtenden Zelle in irgend einer Weise einfinden. Im letzteren Fall reden wir eben von Parthenogenesis.

Die verschiedenen Autoren bewerten natürlich die Herstellung der Entwickelungsfähigkeit auf der einen Seite, die Kombination von Qualitäten auf der anderen sehr verschieden, und auch sonst gehen im einzelnen die Meinungen recht weit auseinander.

Alles dies, sowie die verschiedenen Theorien der Befruchtung, Vererbung usw. zu erörtern, scheint mir nicht Aufgabe unseres Buches zu sein. Einmal würde dasselbe noch umfangreicher werden, als es so schon ist, und außerdem läßt sich aus einer einzigen Gruppe von Organismen heraus keine solche Theorie aufbauen.

Ich verweise deshalb auf die zahllosen Debatten und die ausgedehnte Literatur, die über diesen Gegenstand existieren, nicht zum wenigsten auf die Schriften Weismann's, auf die seiner Schüler und die seiner Gegner.

Aplanosporen.

Die in der Überschrift genannten Organe der Vaucheria geminata u. a. treten wohl allgemein in alten Kulturen, in Zuckerlösungen usw. bei gestörtem oder vermindertem Wachstum auf; mit großer Sicherheit aber sind sie durch Kultur in mäßig feuchter oder gar trockener Luft zu erhalten; und im Freien werden sie auch besonders dann gefunden, wenn die Algen auf Schlamm vegetieren.

Welche Faktoren die Bildung von Aplanosporen bei Ulothrix, Chaetophora, Conferva usw. auslösen, ist nicht hinreichend bekannt. Mögen auch einige Andeutungen hierüber in der Literatur vorhanden sein, so reichen sie doch nicht aus, um ein klares Bild von den Vorgängen zu geben.

Fadenzerfall.

Der Zerfall der Hormidium-Fäden in einzelne Zellen (**1**, 203) erfolgt nach Klebs durch allmähliche oder auch durch plötzliche Änderungen des Turgors. Tatsächlich konnte Benecke durch Einlegen der Fäden in Glyzerin und späteres Auswaschen derselben eine Sprengung der Fäden herbeiführen. In den Klebs'schen Versuchen wurden die Hormidien aus Nährlösung in Wasser übertragen, nach diesem Autor hört damit das Wachstum auf, die Ernährung schreitet aber fort und steigert den Turgor derart, daß dieser den Zusammenhang der Zellen löst. In verdünnten Nährlösungen setzt ein analoger Prozeß dadurch ein, daß die Nährsalze aufgezehrt werden.

Der Turgor ist aber wohl nicht die alleinige Ursache des Zerfalls. Benecke sah denselben in einer sehr verdünnten (0,04—0,005%igen) Oxalsäurelösung eintreten, und Klebs zeigte auf Grund älterer Angaben von Gay und Borzì, daß auch eine langsame Feuchtigkeitsabnahme in den auf Lehm usw. kultivierten Fäden den gleichen Effekt erzielt.

Der Zerfall von Zygnemaceen-Fäden wurde in seiner durch den Turgor bedingten Mechanik schon oben (**1**, 57) behandelt. Hier sei noch einmal

daran erinnert, daß nach Benecke die Turgorveränderung in einzelnen Zellen gewöhnlich die nächste Ursache des Zerfalls ist. Jene Änderung ist aber gewöhnlich in den Versuchen durch schädigende Agentien herbeigeführt worden, z. B. durch Erwärmung, intensive Belichtung, Induktionsschläge und durch zahlreiche Chemikalien, wie Kampfer, Strychnin, Chinin, Alkohol, Äther, Chloroform, Jod usw. Sie alle schädigen zunächst einzelne Zellen, und diese werden dann von den noch besser turgeszenten Nachbarn abgestoßen.

Ob im natürlichen Verlauf der Ereignisse der Fadenzerfall stets auf mehr oder weniger grobe Störungen in einzelnen Zellen zurückgeht, mag man billig bezweifeln. Tatsächlich ist auch, wie Benecke zeigte, ein Zerfall durch allgemeine Turgorsteigerung möglich. Aber die Bedingungen dafür mit Hilfe der üblichen Nährlösungen usw. herauszufinden, ist nicht geglückt.

Einen Zerfall in Einzelzellen beobachtete Tobler an verschiedenen Florideen, z. B. an Dasya. In seinen Kulturen isolierten sich die Zellen der farbigen Haartriebe. Das geschah offenbar, weil die Pflanzen unter ungünstigen Verhältnissen lebten, doch wurde im einzelnen nicht präzisiert, welcher Faktor das Ausschlaggebende war. Die so entstandenen Einzelzellen der Florideen erwiesen sich als wachstumsfähig, doch ist bislang nicht erwiesen, daß sie sich zu vollständigen Pflanzen entwickeln können.

Palmellen.

Im ersten Bande habe ich keine Gattung Palmella aufgeführt. Es schien mir gut, den Namen, der so manches Unheil gestiftet, in jenem Sinne zu vermeiden. Für mich handelt es sich bei den Palmellen um abgerundete Zellen, welche sich, meist in mehr oder weniger dicke Gallerte eingebettet, durch Teilung vermehren, und welche in den Entwickelungsgang von Algen aus den verschiedensten Verwandtschaftskreisen können eingeschaltet werden.

Typische Palmellen bilden die Chlamydomonaden. Wir haben auf **1**, 144 berichtet, daß zahlreiche Vertreter dieser Gruppe sehr leicht in ein unbewegliches Stadium übergehen. Dafür müssen dann vielfach äußere Faktoren verantwortlich gemacht werden. Besonders Dill wies darauf hin, daß verschiedene Chlamydomonas-Arten bei Kultur auf festem Substrat ihre Geißeln einbüßen und sich durch Teilung im unbeweglichen Zustand reichlich vermehren. Durch Übergießen mit Wasser erlangen diese Flagellaten ihre Geißeln wieder und schlüpfen aus der umgebenden Gallerte aus.

Dasselbe fand Frank. Er untersuchte auch genauer die Wirkung von Nährlösungen, von welchen schon mehrfach angegeben war, daß sie Palmellenbildung einleiten. Eine Knop'sche Nährlösung von 1% führt fast alle beweglichen Chlamydomonas-Zellen in den unbeweglichen Zustand über. Aus diesem können sie durch Überführung in reines oder salzarmes Wasser, auch durch Kultur in Asparagin (2%), Harnstoff (2,5%), Rohrzucker (15%), Glyzerin (5%) usw. wieder befreit werden.

Bei solchen Vorgängen spielt die Turgoränderung keine irgendwie nennenswerte Rolle, ausschlaggebend ist vielmehr die chemische Beschaffenheit der verwendeten Substanzen, und man kann festhalten, daß die Salze auf die Beweglichkeit der Zellen hemmend wirken, so zwar, daß jedem derselben eine spezifische Fähigkeit zukommt. Kaliumsalze z. B. wirken stärker als Natriumsalze, Nitrate und Nitrite wirken ganz verschieden usw.

Im Gegensatz zu solchen Salzen wirken dann Glyzerin u. a. fördernd auf die Bewegung der Chlamydomonaszellen.

Ganz analog fand Raciborski, daß gewisse Zucker bei Basidiobolus »Palmellen«, andere aber Zygosporen hervorrufen.

Natürlich wirken auch andere Faktoren auf die Beweglichkeit der Chlamydomonaszellen, z. B. setzt die Belichtung dieselbe zweifellos herab, während die Temperatur nicht in dem Maße entscheidend eingreift.

Nun sind natürlich die Chlamydomonaden zwar die typischen, aber nicht die einzigen Palmellenbildner. Wir haben Cryptomonadinen als solche kennen gelernt (**1,** 30), und besonders von Ulothrix (**1,** 202), Stigeoclonium (**1,** 234), überhaupt von vielen Chaetophoreen haben wir berichtet, daß die Gliederzellen der Fäden sich abrunden und zu Palmella-artigen Körpern werden. Auch hier sind das Reaktionen auf Veränderungen in der Umgebung, auch hier handelt es sich unzweifelhaft um Hemmungen des normalen Wachstums, die unter ungünstigen Bedingungen eintreten.

Letztere sind im einzelnen nicht immer genügend präzisiert. Für Stigeoclonium findet Livingston, daß konzentrierte Lösungen von Nährsalzen (Knop) Abrundung und ev. Isolierung der Gliederzellen in den Fäden bedingen, während schwache Salzlösungen normale Pflänzchen erzeugen. Ob aber das der einzige Grund für die obigen Erscheinungen ist, muß man wohl bezweifeln.

Ganz allgemein scheinen mir die Palmellen widerstandsfähiger zu sein als die gewöhnlichen Zellen; mit ihrer Hilfe übersteht die Alge ungünstige Zeiten, und sie ist befähigt, aus ihnen Schwärmer zu bilden, die ev. in der Lage sind den ungünstigen Wohnsitz zu verlassen. Diese Auffassung drängt sich dem Beobachter auf, der einmal versucht, grüne Algen auf Objektträgern, in feuchten und ähnlichen Marterkammern zu kultivieren (vgl. Berthold, **1,** 234). Die Algen gehen oft recht rasch in Palmellen über, und aus ihnen entwickeln sie schleunigst Zoosporen.

Im Vorstehenden haben wir etwas dogmatisch nach Kategorien die Bedingungen abgehandelt, unter welchen in gewissen Fällen die Fortpflanzung einiger Algen von statten geht resp. in den Kulturen erzielt werden kann. Trotzdem wir dabei mehrfach auf »Launen« und ungeklärte Dinge, auf das Ineinandergreifen sehr verschiedener Faktoren hingewiesen haben, muß doch betont werden, daß in Wirklichkeit wohl alles noch bunter ist, als es nach unserer Darstellung scheinen könnte, die naturgemäß das herausgriff, was voll geklärt ist. Man denke nur an Hydrodictyon. Wir erwähnten schon, daß in derselben Zelle die Kräfte, welche auf Zoosporenbildung abzielen, ständig mit solchen kämpfen, welche Gametenbildung zum Endziel haben; und in diesen Kampf der Teilchen greifen alle die variablen Dinge ein, die wir Außenwelt nennen, verhelfen bald den einen, bald den anderen Bestrebungen zum Siege, sorgen aber auch wieder dafür, daß dieser Sieg niemals ein vollständiger wird. Doch damit nicht genug, zeitweilig werden die gesamten, auf Fortpflanzung abzielenden Tendenzen in den Hintergrund gedrängt, es treten Kräfte hervor, die nur auf Betätigung vegetativer Reaktionen abzielen usw.

Bei anderen Algen (und Pilzen) ist es nicht viel anders, und da ist es begreiflich, daß der Experimentator nicht immer zu völlig glatten Resultaten kommt, und daß er selber den Wunsch hegt, die viel versprechenden Anfänge weiter ausgebaut zu sehen.

Die angedeuteten Kombinationen und Komplikationen haben auch vielfach noch den Einblick in die Vorgänge verschleiert, welche sich in bestimmten

Fällen und an bestimmten Orten im Freien abspielen. Können wir auch bisweilen sagen, daß gestern oder heute in einem Bach, einem Graben usw. der oder jener Faktor Fortpflanzung ausgelöst habe, so sind wir doch weit davon entfernt, stets mit Sicherheit entsprechende Schlüsse ziehen zu können. Also auch in dieser Richtung wird man noch viel von der Zukunft erhoffen.

Zum Schluß will ich betonen, daß es sich in dem Vorstehenden nur um die Auswahl einiger, besonders klarer Beispiele handeln konnte. Ich habe darauf verzichtet, alle Details aus der Literatur auszugraben.

Literatur.

Benecke, W., Kulturbedingungen einiger Algen. Bot. Ztg. 1898. **56.** p. 83.
—— Mechanismus und Biologie des Zerfalls der Conjugatenfäden. Pringsh. Jahrb. 1898. **32.** p. 453.
Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Das. 1882. **13.** p. 569.
Bitter, G., Zur Anatomie und Physiologie von Padina Pavonia. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 255.
Borge, O., Über die Rhizoidenbildung bei einigen fadenförmigen Chlorophyceen. Upsala 1894. Diss. Basel.
Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. 1889. **5.** p. 73.
—— Über die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. f. Entwickelungsmech. 1896. **2.** p. 394.
—— Merogonie und Ephebogenesis, neue Namen für eine alte Sache. Anat. Anzeiger. 1901. **19.** p. 156.
Brand, F., Die Cladophora-Aegagropilen des Süßwassers. Hedwigia 1902. **41.** p. 341.
Braun, Al., Über Parthenogenesis bei Pflanzen. Abhandl. d. königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin. 1856. p. 311.
Bruns, E., Über die Inhaltskörper der Meeresalgen. Flora. 1894. **79.** p. 159.
Dill, O., Die Gattung Chlamydomonas und ihre nächsten Verwandten. Pringsh. Jahrb. 1895. **28.** Auch Diss. Basel. 1895.
Frank, Th., Kultur und chemische Reizerscheinungen der Chlamydomonas tingens. Bot. Ztg. 1904. **62.** Auch Diss. Basel.
Foslie, M., Die Laminarien Norwegens. Christiania Vidensk.-selsk. Forhandl. 1884. Nr. 14.
Goebel, K., Referat über Winkler. Flora. 1900. **87.** p. 308.
—— Organographie der Pflanzen. Jena 1898—1901.
Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. 1904.
Hanstein, J. von, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Hanstein's bot. Abhandlungen. 1880. **4.**
Hertwig, O., Experimentelle Studien am tierischen Ei. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 1890. **24.** p. 268.
—— und R., Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies. Das. 1887. **20.** p. 120.
—— R., Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München. 1899.
Janse, J. M., Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21.** p. 207.
—— Investigation on polarity and organ-formation with Caulerpa prolifera. Kon. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. 1904. p. 420.
Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena 1904.
Karsten, G., Die Formänderungen von Sceletonema costatum (Grév.) Green und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wiss. Meeresunters. 1898. N. F. **3.** Abt. Kiel.
Kjellman, F. R., Über die Algenvegetation des Murmanischen Meeres usw. Nova act. reg. soc. scient. Upsal. Jubelband 1877.
—— Zur Organographie und Systematik der Aegagropilen. Das. 1898. ser. 3.
Klebs, G., Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen. 1888. **2.** p. 489.
—— Zur Physiologie der Fortpflanzung. Biol. Zentralbl. 1889. **9.** p. 6.

Klebs, G., Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Das. 1893. **13.** p. 641.
—— Über einige Probleme der Physiologie der Fortpflanzung. Jena 1895.
—— Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896. Hier Literatur.
Klemm, P., Über Caulerpa prolifera. Flora. 1893. **77.** p. 460.
—— Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphoneen. Das. 1894. **78.** p. 19.
Kny, L., Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände usw. Pringsh. Jahrb. 1901. **37.** p. 55.
—— Das Wachstum des Thallus von Coleochaete scutata in seinen Beziehungen zur Schwerkraft und zum Licht. Ber. d. d. bot. Ges. 1884. **2.** p. 93.
Küster, E., Zur Anatomie und Biologie der adriatischen Codiaceen. Flora. 1898. **85.** p. 185.
—— Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen. Das. 1899. **86.** p. 143.
—— Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903.
—— Über Derbesia und Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 77.
Livingston, B. E., On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Bot. gaz. 1900. **30.** p. 289.
—— Further notes on the physiology of polymorphism in green Algae. (Contr. Hull. bot. Lab. 32.) Das. 1901. **32.** p. 292.
Loeb, J., On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (Arbacia). Americ. Journ. of Physiol. 1900. **3.** p. 434.
—— Experiments and artificial parthenogenesis in Annelids (Chaetopterus) etc. Das. 1901. **4.** p. 423.
Lorenz, Stratonomie der Aegagropila Sauteri. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien. 1885. p. 147.
—— Ergänzungen zur Bildungsgeschichte der sog. Seeknödel (Aegagr. Sauteri). Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. Wien. 1901. **51.** p. 363.
Lotsy, J., Balanophora globosa Jungh. Ann. de Buitenzorg. 1899. 2 sér. **1.** p. 185.
Massart, J., La Cicatrisation chez les végétaux. Mém. publiées par l'Acad. roy. de Belgique 1898.
Migula, W., Die Characeen. Rabenhorst's Kryptogamenflora. Bd. 5.
Möbius, K., Die äußeren Lebensverhältnisse der Seetiere. Rede gehalten auf der Versammlg. deutsch. Naturf. u. Ärzte in Hamburg. 1876.
Nathansohn, Al., Über Parthenogenesis bei Marsilia. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 99.
Noll, F., Über den Einfluß der Lage auf die morphologische Ausbildung einiger Siphoneen. Arb. des bot. Inst. Würzburg. 1888. **3.** p. 466.
—— Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. Abh. d. Senckenbg. Naturf. Ges. 1890. **15.** p. 150.
—— Über die Umkehrungsversuche mit Bryopsis. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 444.
—— Pfropf- und Verwachsungsversuche mit Siphoneen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. in Bonn. 1897. p. 125.
Oltmanns, Fr., Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibliotheca botanica. 1889. **14.**
—— Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**
Ono, N., Über die Wachstumsbeschleunigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reize. Journ. coll. sc. imp. Univ. Tokyo. 1900. **3.** H. 1.
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.
—— Über den Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Ber. d. math.-phys. Kl. d. sächs. Akad. d. Wiss. zu Leipzig. 1896. p. 505.
—— Über die Aufnahme und Ausgabe ungelöster Stoffe. Abh. d. kgl. sächs. Akad. d. Wiss. 1890. **16.**
Prowazek, S., Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. 1901. **21.** p. 87.
—— Transplantations- und Protoplasmastudien an Bryopsis plumosa. Das. **21.** p. 383.
Raciborski, M., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Wachstumsweise des Basidiobolus ranarum. Flora. 1896. **82.** p. 107.
Reinke, J., Algenflora der westl. Ostsee. Berlin 1899. S. a. Ber. d. Comm. z. Erf. deutscher Meere.
—— Gäste der Ostseeflora. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.**
—— Atlas deutscher Meeresalgen. Berlin 1892.
Richter, J., Über Reaktionen der Charen auf äußere Einflüsse. Flora. 1894. **78.** p. 399.
Rosenvinge, K., Undersögelser öfver ydre faktorers Inflydelse paa Organdannelsen hos planterne. Diss. Kopenhagen. 1888.

Rosenvinge, K., Influence des agents extérieurs sur l'organisation polaire et dorsiventrale des plantes. Revue générale de bot. 1889. **1.**
Sauvageau, C., Sur quelques Myrionémacées. Ann. des sc. nat. Bot. 1898. 8 sér. **5.**
Schmankewitsch, Zusammenhänge zwischen niederen Pflanzen- und Tierformen. Abh. d. Odessaer Naturf.-Ges. 1884. **7.**
Schmitz, Fr., Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen. Festschr. d. naturf. Ges. zu Halle. 1879. p. 273.
Schütt, Fr., Zentrifugale und simultane Membranverdickungen. Pringsh. Jahrb. für wiss. Bot. 1900. **35.** p. 470.
Semper, K., Existenzbedingungen der Thiere. Intern. wiss. Bibl. Bd. 39.
Solms-Laubach, H. Graf zu, Referat über Harper. Bot. Ztg. 1900. **58.** p. 375.
Stahl, E., Einfluß der Beleuchtungsrichtung auf die Teilung der Equisetumsporen. Ber. d. d. bot. Ges. 1885. **3.** p. 334.
Strasburger, E., Periodische Reduktion der Chromosomenzahl. Biol. Zentralbl. 1894. **14.** p. 817.
—— Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Bot. Ztg. 1900. **58**[2]. p. 293.
—— Über Befruchtung. Das. 1901. **59**[2]. p. 353.
Svedelius, N., Studier öfver Östersjöns Hafsalgflora. Akademisk. Afhandl. Upsala 1901.
Tittmann, H., Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms usw. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 130.
Tobler, F., Über Vernarbung und Wundreiz an Algenzellen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 291.
—— Über Eigenwachstum der Zelle und Pflanzenform. Versuche und Studien an Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. **39.** p. 527.
—— Zerfall und Reproduktionsvermögen des Thallus einer Rhodomelacee. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20.** p. 357.
Townsend, Ch. O., Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Pringsh. Jahrb. 1897. **30.** p. 484.
Wakker, J., Die Neubildungen an abgeschnittenen Blättern von Caulerpa prolifera. Kon. Acad. Wetensch. Amsterdam. 3. Reeks. 2. Deel. 1886.
Wesenberg-Lund, C., Sur les Aegagropila Sauteri du lac de Sorö. Bull. de l'acad. roy. des sc. de Danmark. 1903.
Winkler, H., Über Polarität, Regeneration und Heteromorphose. Pringsh. Jahrb. 1900. **35.** p. 449.
—— Über Merogonie und Befruchtung. Das. 1901. **36.** p. 753.
—— Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Teilung der Eier von Cystosira barbata. Ber. d. d. Bot. Ges. 1900. **18.** p. 297.
—— Über die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extraktivstoffen aus dem Sperma. Nachr. d. k. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-phys. Kl. 1900.
Wittrock, V. B., Über Sphacelaria cirrhosa Ag., β aegagropila Ag. Bot. Ges. zu Stockholm. 1884. Botan. Zentralbl. **18.** p. 283.
Zederbauer, E., »Seeknödel«-ähnliche Ballenbildung durch Cladophora cornea Ktz. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1902. **52.** p. 155.

VIII. Polymorphismus.

Was ist das? Man könnte sagen: die unrechtmäßige Vermengung differenter Spezies. Denn um diese und um nichts anderes handelt es sich in zahlreichen Fällen, in welchen das Wort Anwendung fand. Wo in älteren und zum Teil noch in neueren Zeiten bei Pilzen, Bakterien und Algen das Wort Poly- oder Pleomorphismus fiel, da brachte man mehr oder weniger zahlreiche Formen in den Entwickelungsgang einer Spezies, die absolut nicht in denselben hineingehören. Heute weiß man dieses, und was man weiß, kam im ersten Bande zum Ausdruck. KLEBS aber erinnert daran, daß es nicht weniger als dreimal nötig war, solche Irrlehren totzuschlagen, nämlich sukzessive und gesondert für Pilze, Bakterien und Algen. Die Algen kamen zuletzt daran. Während man über BILLROTH's berüchtigtes Werk (1874), das ja alle Bakterien unter dem Namen Coccobacteria septica zusammenfaßte, schon am Ende der siebziger Jahre völlig zur Tagesordnung überging (s. DE BARY), mußte KLEBS noch im Jahre 1896 über BORZÌ (1895) verhandeln, der Protococcus, Botryococcus, Chlorococcum, Palmella, Tetraspora, Scenedesmus, Rhaphidium usw. in die polymorphe Spezies Protoderma viride zusammenwarf. BORZÌ ist, ich hoffe, der letzte seines Zeichens: angefangen hat aber die Sache schon früh, ich glaube mit AGARDH, dem MEYEN, KÜTZING, mit gewissen Einschränkungen auch FRESENIUS, HANSGIRG u. a. folgten. Die älteren Forscher kombinierten noch Algen mit Moosprotonemen, die neueren begnügten sich mit der Vermengung von Protococcoideen u. a. So gilt auch hier das Wort DE BARY's vom Fischen im Trüben, das in der letztgenannten schwierigen Gruppe gerade noch möglich war.

Wie bei Pilzen und Bakterien, so waren es auch bei den Algen ungenügende Methoden und vor allem mangelhafte Beobachtung gepaart mit mäßiger Aufmerksamkeit, welche zu jenen Irrfahrten führten, und wie bei jenen Gruppen, so hat man auch bei den Algen längst erkannt, daß besonders für »kleine und kleinste« Formen die Reinkultur unerläßliche Vorbedingung ist. Am stärksten haben das KLEBS und seine Schüler (ARTARI, SENN u. a.) betont, und BEIJERINCK hat die Sache dadurch besonders gefördert, daß er (meines Wissens zuerst) Gelatinekulturen grüner Algen (s. unten) einführte. Viele sind seither den genannten Forschern gefolgt, und auch CHODAT hat sich ihnen angeschlossen. Er ist der letzte Vertreter eines »gemäßigten Polymorphismus«. Er ist niemals BORZÌ's Spuren gefolgt, aber in seinen älteren Arbeiten hat er doch zweifellos noch Formen vereinigt, die nicht zusammen gehören, z. B. bringt er zu Scenedesmus im Jahre 1893 und 1894 noch Zellen, die er selbst wie auch sein Schüler GRINTZESCO später nicht mehr erwähnen. CHODAT hat, das ist für mich klar, anfänglich nicht mit Reinkulturen gearbeitet, später hat auch er sich zu solchen durchgerungen, und seither sind die Gegensätze, welche zwischen ihm und KLEBS, wie auch zwischen den Schülern beider bestanden, wesentlich ausgeglichen.

Unter anderen ist es jetzt gerade Grintzesco, welcher hervorhebt, was andere nie bezweifelt hatten: Die Algenarten, besonders die kleineren Formen (Protococcales usw.) lassen sich nur mit Hilfe der Reinkultur unterscheiden, dann ergibt sich aber, daß die Spezies genau so konstant sind wie höhere Pflanzen. Unterschiede freilich ergeben sich insofern, als gewisse Arten den Einwirkungen der Außenwelt leicht zugänglich sind und auf solche mit Veränderungen des Wuchses antworten, während andere sich in solcher Weise nicht beeinflussen lassen. Z. B. hat man von Chlorella bislang nur die kugeligen Zellen erzielen können, trotz aller Variationen im Kulturmedium (s. a. Grintzesco), während es gelang, Scenedesmus nicht bloß in Kugelformen überzuführen, sondern auch ein Dactylococcusstadium von ihm zu erzeugen. Das ist ein Beispiel; aus dem ersten Bande des Buches lassen sich noch recht viele herauslesen, ich erinnere nur an die Palmellen der Volvocales, der Ulothrix, Chaetophoreen usw., ferner an die verschiedenen Formen, welche Fucus, Ascophyllum u. a. annehmen können, und weise darauf hin, daß die Batrachospermen, Lemaneen hier ebensowenig auszuschließen sind wie Cutleria oder Pogotrichum, von welch letzterem Kuckuck zeigte, daß es unter gewissen Bedingungen Sporangien auf jedem Teil seines Vegetationskörpers, also auch auf den Sohlen usw., entwickeln kann.

Allüberall handelt es sich um formative Reize, und solchen gegenüber ist die eine Alge äußerst reaktionsfähig, die andere wenig oder gar nicht. Will man die ersteren als polymorph bezeichnen, so kann man das wohl tun, man muß sich dann nur vergegenwärtigen, daß dieser Terminus ein anderer ist als derjenige, welcher von den alten Algologen gebraucht wurde. Für mich hat das Wort aber einen so üblen Beigeschmack, daß ich es am liebsten ganz streichen möchte, es hat zu viel Unheil gestiftet, und wenn Chodat gelegentlich von seinen Gegnern schärfer angefochten ist als vielleicht nötig war, so hat er sich das zum Teil durch den umfangreichen Gebrauch zugezogen, den er von jenem Worte machte, und zwar ohne dessen Bedeutung immer präzis zu formulieren. Unklarheiten über den Begriff des Polymorphismus haben offenbar auch Tobler veranlaßt, alle abnormen Erscheinungen, welche er in kränkelnden Kulturen von Florideen wahrnahm, mit jenem Namen zu belegen.

Chodat schreibt mir kürzlich, daß er Polymorphismus auffasse als einen »terme descriptif«, zu verwenden für die Fälle, in welchen eine Alge »se présente sous plusieurs aspects«. Das scheint mir aber etwas zu formalistisch zu sein, und die Sache stimmt auch nicht ganz mit dem, was sein Schüler Grintzesco, wie wir s. oben zeigten, hineinlegt. Schließen wir uns den Darlegungen des letzteren an, so ist polymorph und »plastisch« ungefähr dasselbe, und dann liegen Dinge vor, die eben im Pflanzenreich allgemein verbreitet sind. Alle Pflanzen sind bald mehr, bald weniger befähigt, sich an die Umgebung zu akkommodieren. Wasserpflanzen schauen anders drein, wenn sie aufs Land geraten. Buchen, Tannen, Birken usw. verändern ihren Wuchs je nachdem sie einzeln oder in Beständen wachsen, sie werden durch Wind und Schnee im Hochgebirge gedrückt« usw. Sind sie deshalb, ist Polygonum amphibium polymorph? Nein, sie sind anpassungsfähig und mehr sind auch die Algen nicht, die man polymorphe nennt. So lasse man eben jenes Wort weg oder man sei konsequent und dehne es auf das ganze Reich der Organismen aus, man nenne so alle Pflanzen, deren Primärblätter anders gestaltet sind als die Folgeblätter, ja wenn man Lust hat, auch solche, die Knollen, Zwiebeln usw. bilden — ich freilich mache dann nicht mit.

Ich diskutiere in dieser Richtung nicht weiter, betone aber, daß auch die Erkenntnis der Plastizität bei den Algen nicht alle Rätsel löst. Treten unter den Einwirkungen der Umgebung an einer solchen ungewohnte oder besondere Formen auf, so darf man dieselben nicht ohne weiteres in einen Topf zusammenwerfen.

Sind z. B. die Palmellen der Chlamydomonaden dasselbe wie diejenigen der Stigeoclonien u. a.? Ich glaube kaum. Letztere sind wohl Rückschläge (s. Chodat), wie auch die protococcoiden Formen der Trentepohlien, und deshalb mag man sie verwerten, um die Fadenformen von den Protococcen usw. herzuleiten. Ob man die ruhenden Chlamydomonas-Zellen ebenso auffassen darf, ist mir zweifelhaft, sie scheinen mir eher Hemmungsbildungen zu sein, die besonders das Leben auf feuchtem Substrat ermöglichen. Hemmungen sind auch sicher die Ursache der Entstehung eines Schizomeris-Stadiums bei den Ulotricheen, Chaetophoreen und mancher analoger Bildungen.

Das aber kann man wiederum weder für die Jugendstadien von Batrachospermum, Lemanea usw. (s. a. Peter) behaupten, noch für die Aglaozonia-Bildungen der Cutleria. Hier handelt es sich um spezifische Anpassungen, die einerseits an höhere Wasserpflanzen, andererseits an Uredineen usw. erinnern.

Doch dem mag sein wie ihm wolle, bei den sogenannten polymorphen Algen ist (ebenso wie bei anderen Pflanzen) das Bild, welches sie im gegebenen Moment bieten, die Resultante aus formativen Reizen auf der einen, aus ererbter Eigenart auf der anderen Seite.

Literatur.

Agardh, C. A., Dissertatio de Metamorphosi Algarum. Lund 1820.

—— Über die gegen meine Ansichten in der Physiologie der Algen gemachten Einwürfe. Nova acta Leopold. 1829. **14**[2]. p. 732.

Artari, Al., Untersuchungen über die Entwickelung und Systematik einiger Protococcoideen. Diss. Basel. 1892. (Bull. soc. impér. des naturalistes de Moscou. 1892.)

Bary, A. de, Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl. Leipzig 1887.

—— Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884.

Beijerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien usw. Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 725.

Billroth, Coccobacteria septica. Berlin 1874.

Borzì, A., Studi algologici. 1. 1883. 2. 1895.

—— Stadii anamorfici di alcune alghe verdi. Nuovo giorn. bot. ital. 1890. **22.**

Chodat, R., Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoidées. Bull. de l'Herb. Boiss. 1894. **2.** p. 585. 1895. **3.** p. 109, 308. 1896. **4.** p. 273.

—— On the polymorphism of the green algae etc. Ann. of Bot. 1897. **11.** p. 97.

—— Algues vertes de la Suisse. Berne 1902.

—— et Grintzesco, Sur les méthodes de culture pure des algues vertes. Congrès internat. de Bot. à l'exposition universelle de 1900.

—— et Malinesco, T., Sur le polymorphisme du Scenedesmus acutus Meyen. Bull. de l'Herb. Boiss. 1893. **1.** p. 184.

—— —— Sur le polymorphisme du Raphidium Braunii et du Scenedesmus acutus. Das. 1893. **1.** p. 640.

Fresenius, G., Zur Kontroverse über die Verwandlung von Infusorien in Algen. Frankfurt 1847.

Grintzesco, J., Recherches experimentelles sur la morphologie et la physiologie du Scenedesmus acutus Meyen. (Lab. de bot. Genève. sér. 6. fasc. 1.) Bull. Herb. Boiss. 1902. sér. 2. **1.** p. 217.

—— Chlorella vulgaris Beijer. Revue gén. de bot. 1903. **15.** p. 1.

Hansgirg, Physiologische und algologische Studien. Prag 1887.
—— Physiologische und phycophytologische Untersuchungen. Prag 1893.
—— Schlußwort zu meiner Arbeit »Über den Polymorphismus der Algen«. Engler's bot. Jahrb. 1903. **32.** Beibl. 72. p. 1.
Klebs, G., Fortpflanzung bei Algen und Pilzen. Jena 1896.
Kützing, F. T., Die Umwandlung der niederen Algenformen in höhere usw. Natuurk. Verh. van de holl. Maatschapp. de Wetensch. te Haarlem. 1841. 2 verz. **1.**
—— Über die Verwandlung der Infusorien in niedere Algenformen. Nordhausen 1844.
Meyen, Beobachtungen über niedere Algenformen. Nova Acta Leopold.-Carol. 1829. **14**[2]. p. 769.
Peter, A., Über die Pleomorphie einiger Süßwasseralgen aus der Umgebung von München. (Bot. Ver. München. 1887.) Botan. Zentralbl. 1888. **33.** p. 188.
Senn, G., Über einige koloniebildende einzellige Algen. Diss. Basel. 1899. Auch: Bot. Ztg. 1899. **47.** p. 40.
Tobler, F., Über Polymorphismus von Meeresalgen. Sitzungsber. kgl. preuß. Akad. Wiss. 1903. p. 372.

IX. Generationswechsel.

Wie alle Autoren, welche das in der Überschrift genannte Thema bei irgendeiner Pflanzengruppe behandelt haben, muß auch ich an das seit HOFMEISTER fast zum Überdruß klassische Beispiel der Moose und Farne erinnern. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation (Gametophyt und Sporophyt nach einer neueren Ausdrucksweise, deren erste von BOWER, deren zweite bereits von DE BARY herrühren dürfte) müssen mit einander abwechseln, wenn alle Gestalten zur Geltung kommen sollen, die in den Entwickelungsgang jener Pflanzen hineingehören.

Man weiß aber auch, daß zahlreiche Archegoniaten sich mehr oder weniger lange mit der Produktion nur einer der beiden Generationen begnügen können. Diese Möglichkeit wird gewährt durch die bekannten Brutknospen usw., mit deren Hilfe ja Leber- und Laubmoose die Ausbildung des Sporophyten, Farne die Entstehung des Gametophyten äußerst weit, ja gelegentlich fast bis ins Unendliche (z. B. Lunularia) hinausschieben können. Bei alledem bleibt natürlich der aus Brutknospen immer wieder erzeugte Körper je nach dem Einzelfall Gametophyt (Moose) oder Sporophyt (Farne), und zwar bleibt er das nicht bloß in unserer Vorstellung und dem Begriff nach, er bleibt es auch in der realen Wirklichkeit; denn wenn geeignete Bedingungen zusammentreffen, ist er jederzeit befähigt, die ungleichnamige Generation zu liefern, und BOWER hat nicht mit Unrecht für diese Fälle von potentiellen Gametophyten resp. Sporophyten gesprochen; DE BARY hat ähnliches mit dem Worte fakultativ angedeutet.

Wo Brutknospen gebildet werden, spricht man von ungeschlechtlichen Fortpflanzungsorganen. Das ist nicht gerade unrichtig, aber auch nicht zweckmäßig, denn die Körper, welche uns unter diesem Namen entgegentreten, sind nicht unter sich homolog und haben, bei Licht besehen, gar nichts mit den ungeschlechtlichen Sporen der Moose und Farne zu tun. Man wird deswegen gut tun, scharfe Scheidung zu treffen und die normalen Sporen des Sporophyten, die ja unbedingt aus Sexualorganen entspringen müssen resp. auf diese zurückgehen, als Karposporen zu bezeichnen, während man die Brutzellen und ähnliches als Nebenfruchtformen auffaßt; das hat seine Berechtigung schon deswegen, weil die Nebenfruchtformen der Archegoniaten recht verschiedenen Ursprunges sein können; vermögen doch Moose sich sowohl aus dem Protonema, als auch aus den Blättern usw. ungeschlechtlich fortzupflanzen. Dies alles aber legt die Vermutung nahe, daß jene Nebenfruchtformen sich erst in relativ späten Entwickelungsperioden unabhängig von einander herausgebildet haben.

Für gewisse, relativ große Gruppen von Algen wäre obige Diskussion kaum nötig gewesen, denn bei zahlreichen Formen ist ein Generationswechsel in dem erwähnten Sinne einfach nicht vorhanden. Bei sämtlichen Fucaceen, zahlreichen Siphoneen, wie Dasycladus, Acetabularia, Codium, Bryopsis, kennen wir nur Sexualpflanzen. Das befruchtete Ei eines Gametophyten

liefert sofort wieder einen solchen und nichts anderes. Dasselbe darf man wohl für die Characeen behaupten, denn man wird sich kaum entschließen, Vorkeim und wirtelig verzweigte Sprosse als verschiedene Generationen zu betrachten, wie das freilich gelegentlich geschehen ist.

Auch die Conjugaten darf man trotz scheinbarer Differenz hierher rechnen. Für die fädigen Zygnemeen springt das ja ohne weiteres in die Augen; weniger für die Desmidiaceen. Allein es ist doch wohl irrelevant, ob die aus einer Zygote durch wiederholte Teilung gebildeten Zellen sofort oder erst später den Zusammenhang verlieren. Immerhin ist es möglich, daß sie schon zur nächsten Gruppe gerechnet werden müssen (Davis, Lotsy).

Erkennt man unsere oben (**1**, 129) vorgetragene Auffassung von der Sexualität resp. der Apogamie der Diatomeen an, so wird man auch ihre Anreihung an die Desmidiaceen in puncto Generationswechsel kaum beanstanden.

Von Fucaceen, Zygnemaceen, Siphoneen usw. weichen nun die Hydrodictyaceen, Sphaeropleaceen, Oedogoniaceen und Coleochaeten durch die Schwärmer ab, welche aus der keimenden Zygote in Mehrzahl hervorbrechen, um später einzeln zu Fäden resp. Netzen auszuwachsen. Biologisch geredet, ist das ein verbesserter Fortpflanzungsmodus, weil aus der Zygote statt des einen Individuums sofort deren mehrere gebildet werden, die zudem noch in der Lage sind, geeignete Substrate zu wählen.

Morphologisch stellt sich der Vorgang dar als Einschaltung eines neuen Gliedes in den Entwickelungsgang der fraglichen Algen. Mag dieses Glied speziell bei Oedogonien*) und Sphaeropleen noch recht rudimentär sein, so tritt dasselbe bei Coleochaete mit seinen festen Zellulosewänden doch schon klarer in die Erscheinung und darf den Anspruch erheben, als besondere Generation, als Sporophyt respektiert zu werden, der trotz abweichender Gestalt demjenigen der Riccien und weiterhin dem der Archegoniaten an die Seite gestellt werden muß.

Nur eine Konsequenz der vorgetragenen Meinung ist es dann, auch bei den Florideen eine geschlechtliche und eine ungeschlechtliche Generation zu unterscheiden, wie das z. B. auch de Bary bereits tat, und wir wissen ja, daß der Sporophyt in dieser Familie bei den Nemalionales und Cryptonemiales recht erhebliche Dimensionen erreicht, ja, daß er sich nach Art der Moose und Farne bei der letzten Gruppe zu Ernährungszwecken in den Auxiliarzellen verankert. In anderen Gruppen der Florideen erscheint allerdings die ungeschlechtliche Generation zeitweilig auf eine kleine Zelle reduziert, die in der Auxiliarzelle gleichsam untertaucht, um freilich alsbald in ihr eine energische Tätigkeit zu entfalten. Ich meine, daß durch diese Ereignisse unsere Auffassung jenes Gebildes als eines Sporophyten, vergleichbar allen anderen, nicht erschüttert werden kann, und ich glaube dies ausdrücklich betonen zu sollen, weil Klebs den von mir beobachteten Tatsachen eine etwas andere Deutung gegeben hat. Er meint, die sporogene Zelle, z. B. von Callithamnion (**1**, 701), rege die Auxiliarzelle zu weiterer Entwickelung an, und deshalb seien dort wie in ähnlichen Fällen die Karposporen das Produkt der Mutterpflanze. Daraus wird dann gefolgert, daß eigentlich kein richtiger Generationswechsel vorliege.

Da der Kern der Auxiliarzelle beseitigt wird, ehe die Entwickelung des Sporophyten beginnt, kann ich mir nicht ganz vorstellen, wie jene Zelle zur normalen Weiterentwickelung ohne ihren »angestammten« Kern

*) Die Angaben in **1**, 221 sind nicht ganz präzis.

befähigt sein soll. Die Annahme eines »Parasitierens« der sporogenen auf resp. in der auxiliaren Zelle liegt, für mich wenigstens, sehr viel näher.

Statuieren wir somit den Wechsel eines Gametophyten und eines Sporophyten bei den höher entwickelten Algen, so soll damit noch nicht gesagt sein, daß auch alle die erwähnten Formen eine Verwandtschaft zu den Archegoniaten verraten. Wie die Sexualität vermutlich wiederholt und selbständig in verschiedenen Gruppen niederer Gewächse herausgebildet wurde, ebenso kann in differenten höheren Familien sich die Ausgestaltung zweier Generationen selbständig vollzogen haben, und es wird also auf diesem Wege keinerlei Verwandtschaft, z. B. zwischen Florideen und Moosen, zu erweisen sein.

Wo aber eine zweite Generation vorhanden ist, wird man mit Bower u. a. annehmen dürfen, daß sie nachträglich eingeschaltet wurde und sich aus kleinen Anfängen heraus entwickelt habe, etwa aus solchen, wie sie bei Oedogonium, Sphaeroplea u. a. vorliegen.

Weniger wahrscheinlich dürfte eine andere Annahme sein, die mehrfach auftaucht und die an Pringsheim anschließt. Danach waren ursprünglich Sporophyt und Gametophyt gleich gestaltet, der erstere wurde aber vielfach reduziert. Dies freilich muß man zugeben: Es ist nicht ausgeschlossen, daß in gewissen Fällen Sporo- und Gametophyt gleich gestaltet und gebaut sind. Ein solcher Fall könnte z. B. bei Dictyota vorliegen (s. unten).

Wäre nun im Entwickelungsgange der Algen nur das vorhanden, was wir bislang besprachen, dann würde unsere soeben diskutierte Auffassung wohl auf ziemlich allgemeinen Beifall zu rechnen haben, allein es treten neben den Karposporen usw. in größter Zahl noch andere Organe ungeschlechtlicher Fortpflanzung auf, die wir nunmehr behandeln müssen.

Wir greifen auf die Siphonee Vaucheria zurück. Sie kann sich unter gewissen Bedingungen ebenso verhalten wie Codium oder Fucus, d. h. sie vermag aus ihren Oosporen immer wieder direkt Gametophyten zu erzeugen, und von einigen Arten dieser Gattung ist auch nichts anderes bekannt; aber das muß nicht so sein, vielmehr treten an anderen Arten die bekannten Zoosporen in die Erscheinung; und im Freien wie in vielen Kulturen ist es Regel, daß an den nämlichen Fäden zuerst Zoosporen, später Sexualorgane entwickelt werden. Freilich wissen wir durch die Untersuchungen von Klebs, daß auch große Reihen von Individuen nacheinander nur mit Hilfe von Zoosporen entstehen können, ohne daß sich Sexualorgane zeigen.

Wie sind die Vorgänge zu verstehen? Nun, kaum anders wie bei Lunularia, Marchantia u. a. Die Zoosporen entsprechen den Brutknospen dieser Moose, und wie letztere dort bald fehlen, bald in riesigen Mengen entwickelt sein können, so auch hier. Das will aber sagen, daß alle Fäden der Vaucherien als Gametophyten aufzufassen sind; real oder potentiell sind sie alle imstande Sexualorgane zu liefern, und nur die Lebens- und Kulturbedingungen schieben im Einzelfalle den Geschlechtsakt unendlich weit hinaus. Selbstverständlich ist es, daß man mit dieser Auffassung der Zoosporen nicht bei den Vaucherien Halt macht, sondern daß man versucht, sie auf alle Algengruppen auszudehnen. Und ich wüßte auch nicht, weshalb man z. B. nicht die Volvocinen, Chaetophoren, ja zum Teil auch die Protococcoideen, die Ectocarpaceen usw. den Vaucherien an die Seite stellen sollte.

Die bislang erwähnten Gruppen sind solche, bei welchen, wie wir sahen, ein Sporophyt in unserem Sinne fehlt; fast selbstverständlich ist es aber weiterhin, daß auch die Familien sich anschließen, bei welchen außerdem noch ein solcher existiert, mag er rudimentär oder hoch entwickelt

sein. Hydrodictyaceen, Oedogoniaceen und Coleochaeten wollen nicht anders beurteilt sein wie Vaucheria; die aus den Zellen des Gametophyten entstehenden Zoosporen entsprechen denen von Vaucheria und demgemäß den Brutknospen usw. der Moose.

Das gleiche leuchtet ohne weiteres für diejenigen Florideen ein, bei welchen Mono- oder Tetrasporen mit oder vor den Sexualorganen auf den gleichen Individuen gebildet werden (**1**, 651). Wo man Tetrasporenexemplare allein findet, ist die Sache experimentell nicht geklärt, aber vorläufig wird man wohl am einfachsten annehmen, daß letztere fakultative Gametophyten sind. Unter der Voraussetzung, daß der zuerst genannte Fall bei den Florideen der ursprüngliche ist, mag man sich vorstellen, daß bei höheren Formen, z. B. Rhodomeleen, eine Differenzierung des Gametophyten sukzessive stattgefunden habe, ähnlich derjenigen, welche bei Algen, Archegoniaten usw. die Diöcie herbeiführte.

Die vorstehenden Überlegungen lassen sich auch auf zahlreiche Pilze direkt übertragen. Bei diesen sind ja schon häufig genug die Gonidien als Äquivalente der Moosbrutknospen angesprochen worden, und Sachs hat deutlich das gonidientragende Mycel als fakultativen Gametophyten gekennzeichnet, wenn er den Ausdruck selbst auch nicht gebrauchte.

Bei den Florideen hat man sich längst daran gewöhnt, die gemeinen Sporen (Tetra- resp. Monosporen) von den Karposporen scharf zu scheiden, und das ist auch ebenso notwendig wie die Trennung der Brutknospen und Zellen von den Sporen der Moose und Farne. Bei den niedriger stehenden Algen, die wir oben erwähnten, ist diese Unterscheidung aber meistens vernachlässigt, und doch entsprechen die Schwärmer, welche aus den Zygoten der Oedogonien, Coleochaeten und Hydrodictyaceen usw. hervorgehen, den Karposporen der Florideen, ebenso wie den Sporen der Archegoniaten, würden also wohl am einfachsten als schwärmende Carposporen oder als Karpozoosporen bezeichnet; sie haben mit den üblichen Zoosporen, die aus den Fadenzellen hervorgehen, recht wenig zu tun, obwohl sie in der Gestaltung fast identisch sind. Aber das letztere beweist kaum etwas, denn Mono- und Karposporen von Chantransia oder Batrachospermum sind im isolierten Zustand ebenfalls schwer unterscheidbar, und doch ist man über ihre Natur niemals im Zweifel gewesen.

Unser Versuch, die zahlreich bekannten Tatsachen der Fortpflanzung von einem einheitlichen Gesichtspunkt zu behandeln und den Begriff des Generationswechsels enger zu fassen, als das vielfach üblich ist, scheitert scheinbar an polymorphen Algen wie Cutleria u. a. Der Generationswechsel dieser Alge ist offenbar etwas anderes als das, was oben darunter verstanden wurde, und ich stehe auch nicht an, scheinbar paradox zu behaupten, Cutleria habe gar keinen Generationswechsel in unserem Sinne. Man könnte die Aglaozonia für den Sporophyten der Cutleria halten; das geht aber deswegen nicht an, weil in gewissen Fällen die Zygote direkt wieder zur Cutleria-Form heranwachsen kann, zum mindesten aber können äußere Faktoren an einer Aglaozonia früher oder später die Bildung von Sexualsprossen induzieren, und umgekehrt geht ja auch Cutleria durch einfache Sprossung in die Aglaozonia-Form über. Ich sehe in diesen Dingen also nicht zwei Generationen, wohl aber zwei Formen des variabeln Gametophyten, also einen Pleomorphismus, wenn man dieses Wort gebrauchen will, der auf dem oben geschilderten Wege (**1**, 405) entstand, nämlich durch Verlegung der Sporangien auf Haftorgane, die phylogenetisch offenbar ziemlich spät gebildet sind. Angedeutet sind solche Vorgänge bei manchen anderen Phaeosporeen, auch bei Batrachospermum usw., und besonders

klingen sie, wie schon in Bd. 1 betont wurde, an Placophora Binderi (**1**, 624) an.

In gewissem Sinne bilden die Zwergmännchen von Moosen (Leucobryum usw.) wohl ein Seitenstück zur Cutleria-Aglaozonia, dagegen ist mir zweifelhaft, ob man die Zwergmännchen der Oedogoniaceen in gleicher Weise erklären darf. Wir wiesen schon (**1**, 221) darauf hin, daß die Androsporen am leichtesten als vorzeitig ausgeschlüpfte Spermatozoid-Mutterzellen zu verstehen seien, welche an anderer Stelle ihre Entwickelung fortsetzen. Die Zwergmännchen wären danach eine Neubildung am Gametophyten, keine Differenzierung desselben.

Die Frage, ob gegebenenfalls ein wirklicher Generationswechsel vorliegt, wäre präzis zu erledigen, wenn Strasburger's Ansicht zuträfe, wonach mit Beginn einer neuen Generation die Zahl der Chromosomen in den Kernen eine Änderung erfahren soll. Schniewind-Thies, Koernicke und Lotsy haben besonders diese Auffassung verteidigt. Allein für die Algen ist in dieser Richtung vorläufig noch wenig zu sagen.

Die Befunde von Williams an Dictyota würden dazu passen: denn die Tetrasporen tragenden Pflanzen haben in allen Mitosen 32 Chromosomen, bei der Tetrasporenbildung aber wird deren Zahl auf 16 reduziert. Letztere hält sich konstant in den Sexualpflanzen, sie bleibt auch bei der Bildung von Oogonien und Antheridien erhalten, und erst nach dem Sexualakte werden in den aus Zygoten entwickelten Keimlingen wieder 32 Kernsegmente sichtbar.

Damit kontrastieren nun freilich die Fucaceen (s. a. Davis); bei ihnen erfolgt Reduktionsteilung (S. 47) im jungen Oogon nur durch wenige Teilungsschritte hindurch. Die Zygoten haben sofort wieder die normale Chromosomenzahl. Sind nun die Zellen im Oogon eine besondere Generation? Ich kann mir das vorläufig nicht so ganz vorstellen, und da bei Sphaeroplea, Chara usw. bislang nichts gefunden ist, was überhaupt auf Reduktion deutet, so vermag ich einstweilen nicht zu glauben, daß man mit Hilfe der Chromosomen über die Generationen ins reine kommen wird. Ich vermute, die vergleichende Untersuchung des ganzen Entwickelungsganges führt eher zum Ziel, oder aber die Kombination beider Methoden.

Auch in den Tetrasporen der Florideen findet vielleicht Reduktion der Chromosomen statt (**1**, 652). Wie verhalten sich nun die Formen, welche Tetrasporen und Sexualorgane auf dem gleichen Individuum tragen? Das zu wissen wäre interessant, wie auch Lotsy andeutet. Schade, daß er dies nicht untersucht hat. Statt dessen führt er den Begriff der 2x- und x-Generation für Sporo- und Gametophyt ein. Für die Algen ist das unter den obwaltenden Umständen kaum verwertbar.

Nachdem ich im Zusammenhang vorgetragen, wie ich mir den Generationswechsel der Thallophyten, speziell der Algen, denke, mag darauf hingewiesen sein, daß meine Ausführungen nicht neu sind, wenn ich mir auch manches schon zurechtgelegt hatte, ehe ich alle Literatur kannte. Der Grundgedanke unserer Auffassung ist schon von Sachs (1874) vertreten worden, später besprach Bower (1890 u. folg.) unabhängig von der gleichzeitig gedruckten Arbeit Vaizey's die Dinge besonders klar. Davis und Lotsy haben dann neuerdings die Sache kurz dargestellt, zum Teil auf Grund meiner Befunde an den Florideen. Schon vorher hatten Celakowsky und Vines die Frage behandelt, ersterer nicht ohne Wechsel in der Auffassung. Immerhin stammt von ihm der Ausdruck »antithetischer« und »homologer« Generationswechsel. Mit ersterem Ausdruck bezeichnet Celakowsky das, was wir oben einfach Generationswechsel nannten: unter

letzterem versteht er in gewissem Sinne Nägeli's Wiederholungsgenerationen, d. h. die wiederholte Erzeugung gleichartiger Individuen (Gametophyten) aus Zoosporen, wie sie bei Vaucheria usw. vorkommt. Die scharfe Scheidung, welche jene Autoren durchführten, ist zweifellos richtig, nur scheint mir die Konsequenz zu verlangen, daß man den Begriff des homologen Generationswechsels einfach fallen lasse und von potentiellen (Vines) oder fakultativen (de Bary) Gametophyten rede. Will man aber andere Worte und Bezeichnungen haben, so scheint mir Strasburger's Vorschlag besser, nämlich zu sprechen von heterogenem und von homogenem Generationswechsel.

De Bary gab (1884) eine Darstellung des Generationswechsels bei Thallophyten, welche sich dem Inhalt nach im wesentlichen mit unseren Ausführungen oben deckt, nur will er das Wort Generationswechsel nicht in dem eingeschränkten Sinne gebrauchen wie Sachs, sondern darunter auch den »homologen« Generationswechsel einbeziehen. Nägeli geht noch weiter und bezeichnet sogar die Sexualorgane als eine besondere (androgyne) Generation.

Sachlich am weitesten weicht Pringsheim's Ansicht von der unserigen ab, er vernachlässigt den Sporophyten erheblich, sieht in ihm nur gleichsam ein Anhängsel an den Gametophyten und findet den Generationswechsel in dem rythmischen Wechsel sporen- und gametentragender Individuen. Ihm dürften nur wenige gefolgt sein, immerhin stimmte z. B. Celakowsky ihm später bei.

Klebs hat dann neuerdings auf Grund seiner bekannten Versuchsresultate an verschiedenen Algen dem Generationswechsel für viele Fälle die Bedeutung abgesprochen. Darin kann ich ihm nicht ganz folgen. Gerade in dem von ihm erbrachten Nachweis, daß zoosporentragende Fäden in der Kultur später zur Gametenbildung genötigt werden können, sehe ich eine Stütze meiner Auffassung, und im übrigen widersprechen seine Resultate den hier vertretenen Annahmen nicht. Freilich hat ja vielleicht die ganze Diskussion insofern keine so große Bedeutung, als man sich über die Tatsachen meistens einig ist; allein es scheint mir doch wichtig, hervorzuheben, daß zwischen Archegoniaten und Algen weitgehende Analogien bestehen, ob auch Homologien, mag dahingestellt sein.

Literatur.

Bary, A. de. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. 1884. p. 133 Generationswechsel.

Bower, F. O., On antithetic as distinct from homologous alternation of generations in plants. Annals of bot. 1889/91. **4.** p. 347.

—— Studies in the morphology of spore-producing members. V. Phil. Transact. of roy. soc. of London. 1903. Ser. B. **196.** p. 191.

Celakowsky, L., Über den dreifachen Generationswechsel der Pflanzen. Sitzungsber. d. k. Ges. d. Wiss. in Prag. 1877. p. 151.

Davis, B. M., The origin of the sporophyte. The American Naturalist. 1903. **37.** p. 411.

Klebs, G., Generationswechsel der Thallophyten. Biol. Zentralbl. **19.** p. 209.

Koernicke, M., Studien an Embryosack-Mutterzellen. Sitzungsber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilkunde zu Bonn. 1901.

Lotsy, J. P., Die Wendung der Dyaden beim Reifen der Tiereier als Stütze für die Bivalenz der Chromosomen usw. Flora. 1904. **93.** p. 65.

—— Über die Begriffe Biaiomorphose, Biaiometamorphose, x-Generation, 2 x-Generation. Recueil des travaux bot. Néerl. 1904. **1.**

Mottier, D. M., Nuclear- and Cell-Division in Dictyota dichotoma. Ann. of bot. 1900. **14.** p. 163.

Nägeli, C., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.

Pringsheim, N., Über Sprossung der Moosfrüchte und den Generationswechsel der Thallophyten. Pringsh. Jahrb. 1878. **11.** p. 1.
Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874. p. 230. Generationswechsel.
Schniewind-Thies, J., Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen usw. Jena 1901.
Strasburger, E., Über periodische Reduktion der Chromosomenzahl. Biol. Zentralbl. 1894. **14.** p. 817.
—— Über Reduktionsteilung, Spindelbildung usw. Jena 1900.
—— Über Reduktionsteilung. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Math.-phys. Kl. 1904. p. 587.
Vaizey, J. R., Alternation of generations in green plants. Ann. of bot. 1890. **4.** p. 371.
Vines, S. H., On Alternation of generations in the Thallophytes. Journ. of bot. 1879.
Williams, J. Lloyd, Studies in the Dictyotaceae. I und II. Annals of bot. 1904. **18.** p. 141 und 183.

X. Anpassungen.

Die folgenden Zeilen gelten dem Versuche, zwischen der Gestaltung der Algen und ihrer Lebensweise ursächliche Beziehungen herauszufinden.

Für die höheren Pflanzen ist ja, wie jedermann weiß, in dieser Beziehung manches geglückt; wir haben eine Vorstellung von der Mitwirkung der Außenwelt sowohl bei der Herausbildung der allgemeinsten Charaktere als auch bei der Ausgestaltung spezieller Typen; und gerade in Bezug auf letztere hat die neuere Biologie wichtiges zutage gefördert. Allein es fehlt noch sehr vieles. Mögen wir auch Xerophyten, Epiphyten, Wasserpflanzen usw. einigermaßen im Zusammenhange mit ihrer Umgebung begreifen, so sagt uns heute noch niemand, warum z. B. Umbelliferen meist diese, Papilionaceen meist jene Blattform aufzuweisen haben, und wir sind u. a. noch nicht imstande, zu erklären, weshalb sich die Blätter von Gentiana lutea und Veratrum album so ähnlich sehen usw. Da ist es verständlich, daß die Dinge bei den weit weniger untersuchten Algen noch viel ungünstiger liegen als bei den höheren Pflanzen, obwohl die Lebensbedingungen derselben in mancher Beziehung einfachere sind — fallen bei ihnen doch alle Fragen aus, welche sich auf Transpiration beziehen.

Wenn wir trotzdem einmal einen Vorstoß in der angedeuteten Richtung machen, so ermutigt uns dazu die Tatsache, daß bei den Algen genau wie bei den höheren Pflanzen ganz frappierende Ähnlichkeiten der äußeren Form zwischen Gattungen und Arten existieren, die weder in der Farbe, noch in Entwickelung und Aufbau, noch in der Verwandtschaft das geringste mit einander zu tun haben.

Wir stellen auf Grund jener Ähnlichkeiten eine Anzahl von Typen zusammen und versuchen in Verbindung damit die gestaltenden Faktoren herauszufinden, bemerken aber gleich, daß nicht alle Algenformen sich schon heute aus der Einwirkung der Außenwelt verstehen lassen, z. B. wissen wir nicht, was zur Ausbildung der Acetabularien das seine beigetragen habe, wir übersehen nicht, warum Furcellaria und Polyides (Fig. 328, **1**, 543) eine so große Ähnlichkeit mit Bifurcaria (Fig. 304, **1**, 502) haben, und wir können uns auch noch keine rechte Vorstellung von Lebensweise und Entstehung all der Knorpelalgen wie Gigartina, Chondrus, Phyllophora, Gelidium, Sphaerococcus, Rytiphloea und wie sie sonst noch alle heißen mögen machen. Diese und viele andere Dinge müssen der Zukunft vorbehalten bleiben.

1. Strauch- und Baumform.

Die übliche, in der Überschrift genannte Form höherer Gewächse exponiert alle assimilierenden Flächen dem Licht, sie ist auch wohl von diesem direkt oder indirekt induziert, wie besonders Sachs andeutet.

Ähnlich liegt die Sache bei den Algen, auch bei ihnen tritt die Busch- und Baumform eminent häufig auf und gestattet dem Licht den Zutritt zu allen assimilierenden Teilen. Freilich gleichen nur wenige Algen belaubten Sträuchern, die meisten müssen mit blattlosen Bäumchen verglichen werden, mit Formen wie Asparagus, Ruscus usw., bei welchen das Licht überall ungehindert auch an die Basis der Stämme und Äste zu gelangen vermag.

Daß dem so sei, wird z. B. klar, wenn man Charen oder Nitellen auf dem Boden ganz ruhiger Gewässer betrachtet: das Licht hat überall Zutritt, und demgemäß sind die Sprosse verschiedenster Ordnung sämtlich gefärbt.

Diesem Muster folgen nun zahllose andere Algensträucher: ich nenne zunächst die monosiphon verzweigten Cladophoren, Ectocarpeen und Callithamnien, die sich so eminent ähnlich sehen (vgl. **1**, 256, 352, 581), sodann auch die polysiphonen Rhodomeleen (besonders Polysiphonia selbst), ferner die Ceramien, gewisse Siphoneen usw. Ihnen schließen sich an die wirtelästigen Draparnaldia-, Batrachospermum- und Glocosiphonia-Büsche (**1**, 570, 574), die unter einander noch durch die Schleimbildung eine weitere Parallele bilden, und endlich folgen in Dudresnaya (**1**, 571), in Cystoclonium und zahlreichen anderen Florideen, in Desmarestia, gewissen Fucaceen usw. derbere Sträucher mit bisweilen ziemlich starren Ästen.

Will man bäumchenförmige Algen noch besonders unterscheiden, so muß man zu ihnen zunächst Bryopsis rechnen, die mit ihrer ausgeprägt monopodialen Verzweigung tatsächlich kupressoid ist, wie ein Speziesname besagt (Fig. 536). Auch Lomentaria hat einen entfernt coniferenähnlichen Habitus.

Fig. 536. *Bryopsis abietina* n. Kützing.

Bei den bislang erwähnten Busch- und Baumformen sind alle Teile zu photosynthetischer Arbeit befähigt, bei manchen Algensträuchern haben sich aber auch spezifische Assimilatoren herausgebildet. Am bekanntesten sind die Flachsprosse der Sargassen (**1**, 507) und ihrer Verwandten, denen sich wohl die Kreisel der Turbinarien (**1**, 509) in gewissem Sinne anreihen. Besondere Assimilationsorgane sind, wie Reinke ausgeführt hat, auch vielen Caulerpen eigen, und ebenso treten an Florideen-Sträuchern blattartige Gebilde auf, ich erinnere an Amansia glomerata (Fig. 399, **1**, 632), Pithyopsis usw. und darf vielleicht mit einer gewissen Einschränkung auch Euzoniella, Leveillea u. a. hierher zählen.

In den bislang erwähnten Fällen handelt es sich immer um Assimilatoren, deren Form den Laubblättern ähnlich ist, wir müssen aber auch hierher die Fadenbüschel zählen, die so häufig die Spitzen der Zweiglein von Algen-Bäumen und -Büschen krönen. Solche Pinsel sind gegeben bei Cymopolia (Fig. 537, *3*), bei Sporochnus, Chnoospora, Cutleria (Fig. 537, *2*), Nereia (Fig. 537, *1*); sie treten ganz augenfällig bei Desmarestia zu gewissen Jahreszeiten hervor und kehren wieder bei Wrangelia, Wilsonaea und anderen Vertretern verschiedener Verwandtschaftskreise. Ihnen können auch die mehr vereinzelt stehenden »Haare« der Dasyen, Brogniartellen usw. zugezählt werden.

Wir schließen hier von unserer Betrachtung die farblosen Fadenbüschel aus; wenn wir aber die oft intensive Färbung jener »Pinsel« berücksichtigen, werden wir unweigerlich dazu geführt, sie den zerschlitzten Wasserblättern

biologisch an die Seite zu stellen, besonders bei Desmarestia u. a., wo sie sogar periodisch auftreten.

Natürlich wird man kaum annehmen dürfen, daß die Assimilatorenpinsel allein die Ernährung besorgen; da die sie tragenden Sprosse ebenfalls farbig sind, werden auch sie das ihre zum Aufbau des Gesamtkörpers beitragen.

Alleinige Ernährer sind aber die Pinsel zweifellos bei Aurainvillea (Fig. 538), Penicillus, Chamaedoris u. a., Gestalten, die sich, abgesehen

Fig. 537 n. Kuckuck u. Oltmanns. *1 Nereia*, schwach vergr. *2 Cutleria*-Keimling, desgl. *3 Cymopolia barbata*, wenig vergr.

Fig. 538. *Aurainvillea spec.* Orig.

von der Stielbildung, der eingangs besprochenen Buschform von Cladophora usw. wieder erheblich nähern und so biologisch vielleicht den Übergang von der einfachen Buschform zu den »Pinselalgen« vermitteln. Ein solcher ist entwickelungsgeschichtlich auch bei den Cutlerien (multifida) (Fig. 537, 2) gegeben, die im Jugendstadium einem Penicillus, im Alter einem Busch von Desmarestia wesentlich gleichen.

Soll bei den eben besprochenen Algenformen eine Belichtung aller Teile im Wasser ermöglicht werden, so muß, wie wir das schon bezüglich der Charen und Nitellen andeuteten, eine möglichst weitgehende Ausbreitung der Zweige im Wasser Platz greifen. Relativ starre Algensträucher erreichen das durch eigene Biegungsfestigkeit; für die weichen, schlaffen Formen aber, wie Cladophora, Batrachospermum u. a. muß das Wasser diese Funktion übernehmen. Tatsächlich kann man bei ruhigem oder mäßig bewegtem Wasser leicht sehen, daß die Pflänzchen an ihrem natürlichen Standort keineswegs so kollabiert erscheinen, wie sie der Sammler meistens zu Gesicht bekommt, vielmehr kann das Licht zu allen peripheren Teilen unbedingt gelangen, und dort, wo die Büsche nicht gar zu dicht sind, dringt es bis an die Hauptäste vor.

Zwecks Sicherung der strauchigen Ausbreitung im Wasser haben aber manche Tange besondere Organe erworben, das sind die in erster Linie für Fucaceen bekannten Luftblasen, die bei Fucus, Ascophyllum, Cystosira u. a. in die Langtriebe eingesenkt erscheinen, während sie bei Halidrys, Sargassum usw. auf besonderen Stielen gebildet werden 1, 508. Vermöge ihres Auftriebes heben die Blasen die Äste empor resp. tragen dieselben. Da aber Halidrys, Sargassum und Cystosira meist in ziemlich tiefem Wasser angeheftet sind, erreichen die Zweige niemals die Oberfläche, und so resultiert die schöne Buschform jener Gattungen, die bei ruhigem Wasser so leicht zu beobachten ist. Ascophyllum und Fucus können sich ebenso verhalten, wie ihre eben genannten Verwandten, sie kommen aber auch während der Ebbe in nordischen Meeren häufig an die Oberfläche, und dann schwimmen natürlich die Zweigenden auf dem Wasser.

Die Assimilatoren werden bei Sargassum u. a. von ihren Trägern, den Luftblasen, scharf getrennt, bei anderen Tangen aber sind die Dinge vereinfacht und, wenn man will, rückschrittlich gestaltet, indem die Blasen gleichzeitig als Assimilationsorgane fungieren. Das ist der Fall bei Turbinaria, wo außer den Sexualsprossen alle anderen zu den hohlen kreiselförmigen Schwimmbojen umgewandelt sind; und noch einfacher liegen die Dinge bei Hormosira (1, 512). Die Blasen besorgen hier außer der Orientierung der Sprosse auch noch die Fortpflanzung.

Die reiche Verzweigung der Algenbüsche, die häufige Auflösung der Äste in »Pinsel« hat aber nicht allein einen Sinn mit Bezug auf die Belichtung, die feine Zerlegung ermöglicht eine tunlichst allseitige Umspülung durch das Wasser, resp. eine vielfache Berührung mit demselben und damit eine gesteigerte Nahrungsaufnahme, wie das für die Vegetationsorgane von Wasserphanerogamen längst bekannt und gewürdigt ist. An einer solchen könnten auch die so häufigen farblosen Haare und Haarbüschel beteiligt sein (S. 198).

Die starren Wasserblätter eines Ranunculus divaricatus und vieler ähnlicher Formen, die in ganz ruhigem Wasser wachsen, dürften ebenso wie starre, an stillen Plätzen lebende Algen ihre Aufgabe mit Assimilation und Nahrungsaufnahme erschöpft haben. Zahlreiche andere Wasserpflanzen besitzen aber noch besondere Fähigkeiten, und zu solchen gehört bei den biegsamen Wasserblättern des Ranunculus fluitans usw., ebenso wie bei den leicht beweglichen Büschen und Bäumchen der Cladophoren, Ectocarpeen, Bryopsideen, auch vieler Polysiphonien, Ceramien, Callithamnien usw. die Möglichkeit, einem durch die Wasserbewegung erzeugten Zuge Widerstand zu leisten. Speziell Cladophora-Arten ertragen teils die reißenden Strömungen unserer Bergbäche und Flüsse, teils die Brandung der See mit größter Leichtigkeit, dasselbe gilt für Ectocarpeen, Bryopsis, Hydrurus

und in mehr oder weniger ausgedehntem Maße auch für die anderen soeben erwähnten Formen bis hinauf zu den größeren Büschen von Florideen und Fucaceen. Eine mehr oder weniger große Biegsamkeit der Thallome ist dabei, wie gesagt, natürlich vorausgesetzt, und deshalb wird man starre Büsche von Kalkalgen kaum in der Brandung erwarten. Liagora flieht diese meines Wissens auch immer, Corallina, Galaxaura aber, sowie verkalkte Siphoneen dringen trotzdem in bewegtes Wasser vor. Das erscheint nur dann paradox, wenn man die Gelenke dieser Tange übersieht, die wir in verschiedenen Kapiteln bereits geschildert haben. Ich brauche hier nur noch einmal daran zu erinnern, daß an gewissen Stellen des Thallus nicht bloß die Verkalkung aussetzt, sondern daß auch ein zugfestes Gewebe entwickelt wird. Die Beweglichkeit der Gelenke ist z. B. bei Halimeda leicht festzustellen; sie tut ganz besonders bei den Corallinen ihre Schuldigkeit, denn diese fliehen am allerwenigsten die Brandung.

Die Ähnlichkeit zwischen Cymopolia oder zarten Halimeden auf der einen Seite, und Corallina auf der anderen Seite ist ungemein groß; diese Algen bilden daher eins der nettesten Beispiele für Parallelbildungen (vgl. 1, 276, 295, 555, 563).

Alle Brandungs- und Strömungsalgen widerstehen dem auf sie, speziell auf ihre basalen Regionen ausgeübten Zug zunächst durch die Festigkeit ihrer Zellwände, außerdem aber treten noch die Hyphen resp. Rhizoiden hinzu, die kaum bei einer der hierher gehörigen Algen fehlen, mögen sie der roten, braunen oder grünen Gruppe angehören. Wir haben über ihre Entstehung in den verschiedenen Kapiteln berichtet und erinnern nur daran, daß sie bei den Kalkalgen die Gelenke verstärken und oft, z. B. bei Fucus, in derartigen Mengen entwickelt werden, daß der Stiel älterer Pflanzen ein ganz bedeutendes Gewicht zu tragen vermag, wie das Wille speziell auseinandergesetzt hat.

Bei den Büschen, welche ruhigeres und tieferes Wasser aufsuchen, fehlen derartige Verstärkungshyphen keineswegs, aber sie pflegen doch erheblich zurückzutreten, z. B. in den Stämmchen der Sargassum-, Halidrys- und Cystosira-Sträucher.

Kaum gesagt zu werden braucht, daß auch die Haftscheiben sich der Lebensweise der Büsche anpassen und der gesteigerten Inanspruchnahme durch Zug durch Ausbildung zahlreicher Hyphen gerecht werden.

2. Gallertbüsche.

Als eine besondere Form strauch- und baumförmiger Algen können hier solche angereiht werden, welche ihre farbigen Einzelzellen durch farblose, tote Verbindungsstücke vereinigen oder, wenn man lieber will, trennen. Die Verbindung wird vielfach hergestellt durch Gallerte, und diese ist bei Hydrurus relativ fest, während sie in den verzweigten Gallertstielen der Diatomeen (Fig. 539, *3*), die ich auch hierher zähle, wesentlich weniger resistent ist. Bei anderen Formen von ähnlichem Habitus wie Chlorodendron (Fig. 539, *1*), Mischococcus (Fig. 539, *2*), Prasinocladus, Phaeothamnion, Sciadium, Oocardium usw. besteht, wie wir in den entsprechenden Kapiteln zeigten, das fragliche Zwischenstück aus Zellulose. Verständlich aber scheinen mir alle diese Gestalten zu werden, wenn man auch hier annimmt, daß jene in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auftauchenden Bildungen darauf abzielen, die Einzelzellen, welche sonst haufen-

Fig. 539 n. Davis, Borzì, Smith. *1 Chlorodendron subsalsum. 2 Mischococcus confervicola. 3 Licmophora flabellata.*

weis beisammen liegen würden, durch Entfernung von einander in einen richtigen Lichtgenuß zu setzen.

Mit Ausnahme von Hydrurus stellt die Wasserbewegung kaum bei einer Art Anforderungen an die Festigkeit der Stiele.

Indem wir im obigen nur die Strauch- und Baumform der Algen als die allgemeinsten betrachteten, konnten wir doch bereits drei Faktoren herausschälen, welche formgestaltend auf sie einwirken und den Vertretern ganz verschiedener Gruppen den gleichen Stempel aufgedrückt haben, das ist das Licht, die allseitige Umspülung durch das Medium und der vom mehr oder weniger bewegten Wasser ausgeübte Zug.

Wie allgemein im Pflanzenreich, so dominiert auch bei den Algen das Licht weitaus vor den übrigen Faktoren in der Beeinflussung der Formen, und man könnte fragen, weshalb es nicht alle Ungleichheiten in so und so vielen Fällen ausgeebnet und allen in Frage kommenden Tangen einen gleichen Stempel aufgedrückt hat, etwa derart, daß nur Formen vom Typus des Sargassum entstanden.

Nun, neben den dominierenden wirken ja auch die anderen Faktoren, welche wir nannten, vielleicht auch noch mehr mit, und diese sind event. imstande, die formende Tätigkeit des Lichtes in verschiedene Bahnen zu lenken. Aber auch das ist nicht einmal nötig, verschiedene Pflanzen antworten eben verschieden auf denselben morphogenen Reiz, und den gleichen vom Licht gestellten Anforderungen kann doch in mannigfaltiger Weise entsprochen werden. Reinke hat das für die Caulerpen vermutet. Wenn wirklich die Spezies dieser großen Gattung fast alle unter ganz ähnlichen Bedingungen leben (was freilich nicht sicher ist [**1**, 312]), dann hat jede derselben sich in ihrer Art dem »Lichtleben im Wasser« angepaßt.

Wir wollen nun sehen, wie die Außenwelt die Entwickelung anderer als der Strauchformen in die Wege geleitet hat.

3. Peitschenformen.

Die Anpassung der Algen an die Wasserbewegung gibt sich, wie ich glaube, besonders in der Ausgestaltung eines Typus zu erkennen, den ich als Peitschenform bezeichnen möchte. Es handelt sich hierbei stets um Sprosse von großer Beweglichkeit, welche nicht oder doch nur wenig verzweigt sind.

Ulothrix- und Bangia-Arten bieten die einfachsten Beispiele für diesen Typus; unverzweigte monosiphone Fäden haften fest am Substrat und werden durch Strömung oder Wellenschlag ungemein leicht bewegt, ohne zu reißen. Jeder Bergbach, jeder an den Küsten von zahlreichen Ulothrix- oder Bangia-Fäden überzogene Stein kann das demonstrieren. Auch Oedogonien (Oed. diplandrum), Urospora, Schlauchdiatomeen u. a. gehören daher, und selbst Spirogyren reihen sich unserem Typus ein. Wille's Abbildung der Spirogyra adnata zeigt das sehr deutlich (Fig. 540, *1*) und demonstriert außerdem, wie bei jener Spezies durch Verdickung der unteren Zellwände für Festigkeit an der Basis gesorgt wird, während Bangia und Urospora dasselbe Ziel durch Hyphen erreichen (Fig. 540, *2*).

Das vielzellige Seitenstück zu den häufig im Wasser gekräuselten Fäden der Ulothrix und Bangia ist Himanthalia. Die »Riemen« dieser Alge (*R* Fig. 541) hängen bei Ebbe an den Felsen schlaff herab, bei Hochwasser aber bewegen sie sich in der Brandung fast wie Schlangen und gedeihen infolge davon an Orten, an welchen viele andere Algen nicht mehr auszuhalten

vermögen; sie können das um so eher als sie in den kreiselförmigen Keimlingen *S* ein Mittel zur relativ ungestörten Anheftung besitzen (**1**, 512).

Diesen ausgeprägten Gestalten schließen sich andere mehr oder weniger leicht an. Die Lemanea-Borsten sind zwar etwas steife Gesellen, aber sie sind doch wohl als Parallele aus dem süßen, strömenden Wasser der Himanthalia zu vergleichen, um so mehr als sie in den Sohlen und fädigen Jugendstadien ebenfalls ein Mittel besitzen, um sich zu verankern, ehe sie die Peitschen bilden.

Scytosiphon und manche andere Braunalgen, denen sich vielleicht Gracilaria anreiht, gedeihen fast stets nahe der Oberfläche und sind ebenfalls durch ihre Form zu bewegter Lebensweise befähigt. Ihnen wird man auch Chorda Filum zuordnen wollen.

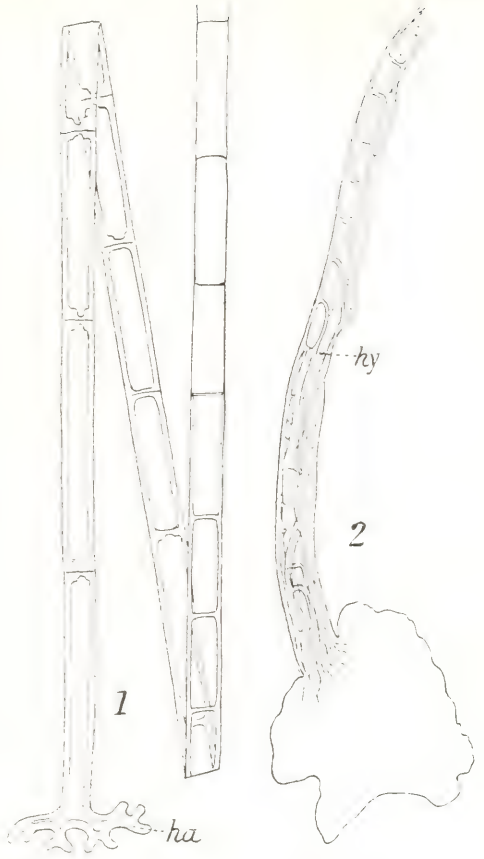


Fig. 540 n. Wille u. Börgesen. *1 Spirogyra adnata. 2 Urospora Wormskioldii. ha* Hafter. *hy* Hyphen.

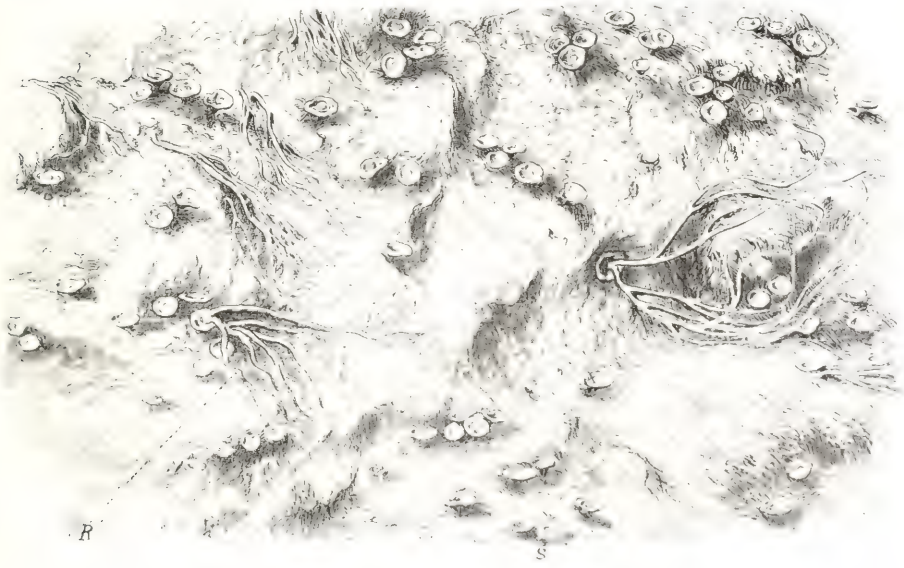


Fig. 541. *Himanthalia lorea* an den Klippen, frei n. Börgesen, verkl. *R* Riemen. *S* Keimscheiben.

unter Hinweis auf ihren populären Namen »Meersaite«. Allein als Brandungsalge kann dieser Tang nach meinen Erfahrungen kaum gelten, seine Haftorgane sind recht schwach, und demgemäß kommt er meistens in mäßig strömenden Meeresabschnitten vor. In diesen kann er etwas fluten, aber ebenso häufig stehen seine Basalteile fast vertikal im Wasser, und nur die oberen Regionen breiten sich auf demselben aus. Dazu sind freilich auch die schlaffen Fäden besonders geeignet.

Fig. 542. *Nemalion multifidum*, Orig.

Eine eigene Variante des Peitschentypus stellen Nemalion (Fig. 542), Helminthora usw. unter den Florideen, Mesogloea, Castagnea usw. unter den Phaeophyceen und wohl auch Codium elongatum nebst Chaetophora endiviaefolia usw. unter den Chlorophyceen dar. Die typischen Vertreter dieser Gruppe, wie Nemalion u. a., sind relativ weiche, fast schleimige Formen; bei mäßiger Bewegung des Wassers krümmen sie sich fast wie Aale und aus demselben herausgehoben gleiten sie über einander wie Würmer — »Vermicelli« sagen treffend italienische Fischer. Die genannten Formen gedeihen fast ausschließlich nahe der Oberfläche und ertragen zum Teil recht erhebliche Brandung. Dazu sind sie auch besonders befähigt, denn alle eben genannten Tange sind gebaut wie Seile (vgl. die Spezialbeschreibung): Um einander gedrehte oder durch einander gewachsene Fäden bilden den Zentralkörper.

Natürlich brauchen nicht alle Seile gleich fest zu sein, und so habe ich zu denen der Chaetophora endiviaefolia und des Codium elongatum weniger Vertrauen als zu anderen, aber ich glaube doch, daß sie hierher gehören, vielleicht auch noch Codium tomentosum u. a.

Überall aber tun auch hier Verstärkungshyphen ihre Schuldigkeit.

Dem Licht dürfte, soweit es sich um die spezifische Gestaltung der Peitschenalgen handelt, nur ein bescheidener Einfluß zugeschrieben werden; nur auf die Gewebebildung hat dasselbe hier vielleicht etwas mehr eingewirkt als in anderen Fällen. Die radiäre Stellung der Rinden-Fäden und -Schläuche schreibe ich seinem Einfluß zu. Darüber verhandeln wir an anderer Stelle.

4. Netzalgen.

Wird die Peitschenform durch lebhafte Wasserbewegung diktiert, so scheint die Netzform der Algen im wesentlichen auf allseitige Umspülung durch das Medium bei ruhigem Wasser berechnet zu sein. Das gilt für Hydrodictyon,

das kaum anders verstanden werden kann, ebenso für Microdictyon umbilicatum, das wohl stets in relativ großer Tiefe vorkommt, und endlich für Halodictyon (**1,** 619), das auch für tiefes Wasser angegeben wird, und vielleicht noch für einige andere. Ich glaube aber, man würde fehl gehen, wenn man die Gestalt zahlreicher anderer Algen, wie Struvea, Alaria, Boodlea, Hydroclathrus usw. allein aus dem Streben nach allseitigem Kontakt mit dem Wasser erklären wollte, hier sind sicher noch andere Faktoren maßgebend gewesen, die später Erwähnung finden sollen.

5. Blattformen.

Sachs wies darauf hin, wie wir z. T. schon oben andeuteten, daß die Blätter und blattartigen Bildungen bei höheren Pflanzen vom Licht induziert, in seinem Sinne Photomorphosen sind, die man nicht ohne weiteres als homolog betrachten darf, und man weiß ja auch, daß die »Blätter« der Moose, Farne und Sargassen phylogenetisch nichts mit einander zu tun haben.

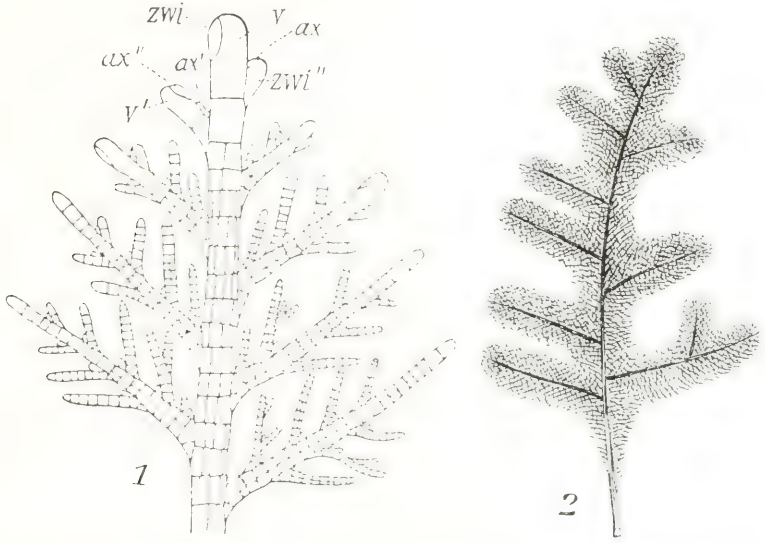


Fig. 543 n. Goebel u. Falkenberg. *1 Halopteris filicina. 2 Thuretia quercifolia.*

Sehen wir nun bei Algengruppen, die verwandtschaftlich recht wenig Beziehungen haben, mehr oder weniger breite, flächenförmige Thallome auftreten, welche fähig sind, zu assimilieren, so wird man auch hier das Licht als formendes Agens in Anspruch nehmen.

Die flachen, mit Nervatur versehenen Sprosse einer Delesseria (**1,** 592), einer Neurymenia (**1,** 635), Amansia (**1,** 632), das gerippte »Blatt« von Alaria, die zahlreichen Spreiten von Lessonia, Macrocystis usw. können kaum anders wie die Blätter der höheren Pflanzen verstanden werden. Und wenn man das zugibt, muß man das gleiche für Fucus und Haliseris annehmen. Besonders im letzten Falle hat die Außenwelt frappierend ähnliche Formen erzeugt, die fast nur durch die Fortpflanzung unterschieden sind.

Wenn Udotea und Laminaria mit ihren gestielten Laubflächen, wenn Padina, Cutleria adspersa, Anadyomene u. a. weitgehende Anklänge in der Form aufweisen, so wird uns kaum etwas anderes übrig bleiben, als das Licht für den Urheber jener Gestalten zu erklären, ebenso wie wir vermuten müssen, daß derselbe Faktor sowohl die Verzweigungen der Halopteris (Fig. 543, *1*), der Rytiphloea, des Antithamnion und der Ptilota als auch diejenigen der Struvea, Thuretia (Fig. 543, *2*), Claudea, Vanvoorstia usw. in eine Ebene verlegte. Man kann das um so mehr annehmen, als Berthold in seinen Versuchen (S. 237) die Bilateralität von Antithamnion direkt in kurzer Zeit durch bestimmte Beleuchtung hervorrufen konnte. Die feste Verkettung der durch Licht »eingeebneten« Sprößchen wird dann durch die Wasserbewegung hervorgerufen, wie noch weiter unten zu besprechen sein wird.

Fig. 544 n. Thuret, Rosenvinge u. Kützing. *1 Ulva Lactuca. 2 Omphalophyllum ulvaceum. 3 Iridaea elliptica;* alle etwas verkleinert.

Ulva, Monostroma, Iridaea, Glaphyrymenia, Omphalophyllum, Punctaria (Fig. 544), wohl auch Phyllitis stellen zusammen mit manchen anderen Tangen wiederum eine trotz mangelnder Verwandtschaft zusammengehörige Gruppe dar, deren Entstehung wir unentwegt der Belichtung zuschreiben, so lange bis wir eines besseren belehrt werden.

Wie finden sich nun die durch starke Flächenentwickelung ausgezeichneten Algen mit Strömung und Wellenbewegung ab?

Manche von ihnen ziehen sich einfach vor denselben zurück, z. B. gedeiht Ulva wohl immer in sehr ruhigem Wasser, aber es ist durchaus nicht gesagt, daß breite Algenformen stets die Bewegung fliehen müßten. Monostroma z. B. kommt vielfach unmittelbar am Niveau vor und bewegt sich dort recht stark; Porphyra sieht man zwischen den Flutmarken auf Fucus u. a., und das sind bekanntlich auch durchaus keine ganz stillen Plätzchen. Trotzdem zerreißt das Laub nicht oder nur wenig. Soweit ich sehe, hat das seinen Grund in der außerordentlichen Weichheit der farbigen Zellflächen, die jeder Bewegung nachgeben — wie ein Waschlappen.

Wo dann die Laubflächen derber werden, erhalten sie zwecks Bewegung einen mehr oder weniger langen Stiel, wie die Blätter von Caulerpa, Udotea, Laminaria usw.

Auch unter den eben erwähnten Algen finden sich solche, welche übermäßig bewegtes Wasser fliehen, z. B. kommt weder Udotea noch Caulerpa prolifera meines Wissens direkt in der Brandung vor, immerhin ertragen sie einiges und folgen der Wasserbewegung durch Pendeln und Drehen auf ihren Stielen. Nicht anders verhalten sich die meisten Laminarien aus der Saccharina-Gruppe. Diese suchen geschützte Stellen auf, z. B. mit Vorliebe schmälere oder breitere Wasserrinnen zwischen den Inseln und Schären, in welchen infolge Wechsels von Ebbe und Flut wechselnde Strömungen herrschen. Diese bringen die großen Laubflächen in eine annähernd horizontale Lage, drehen sie gelegentlich um ihre Längsachse und sorgen auch dafür, daß die ganze Pflanze einmal nach einer anderen Richtung überschlägt. Der biegsame Stiel ermöglicht die Bewegung, diese hat aber unzweifelhaft etwas schwerfälliges. Man bedenke nur, daß gelegentlich Flächen von 4 m Länge und 50—60 cm Breite eine Ortsveränderung erfahren.

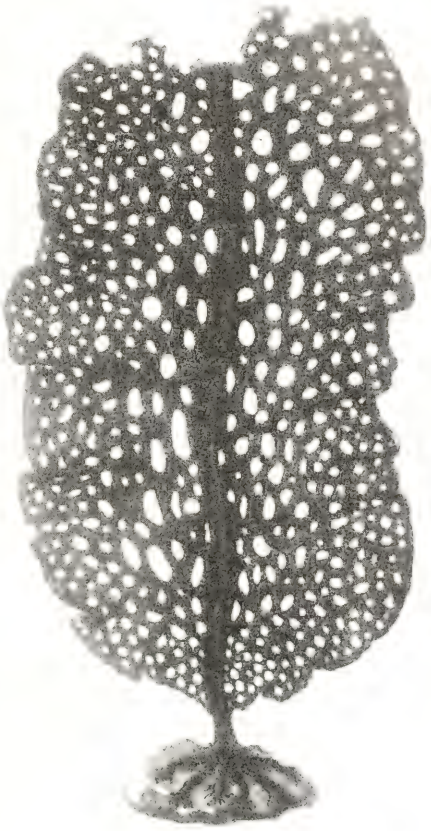


Fig. 545. *Agarum Turneri*. Orig.

Menschlich geredet sind diese großen Laubflächen im Wasser »unpraktisch«, und auch die kleineren Organe dieser Art erleichtern einer Udotea, Delesseria, Padina usw. keineswegs eine allgemeine Ansiedelung und Verbreitung. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß gerade die Laubalgen mannigfache Einrichtungen erworben haben, welche die Vorteile der Ausbreitung in einer Ebene nicht paralysieren und doch eine größere Beweglichkeit schaffen.

Letztere wird zunächst erreicht durch die Gitterbildung, und als Gitteralge lange bekannt ist Agarum (Fig. 545), ihm schließen sich an Struvea *Gitteralgen.*

(Fig. 546, *3* unter den grünen, Claudea (Fig. 546, *2*, *3*), Vanvoorstia, Martensia, Thuretia, Dictyurus unter den roten Algen. Schon frühere Kapitel des Buches haben uns darüber belehrt, daß die Gitter sich in radikal verschiedener Weise entwickeln. Um so mehr frappiert die äußere Übereinstimmung.

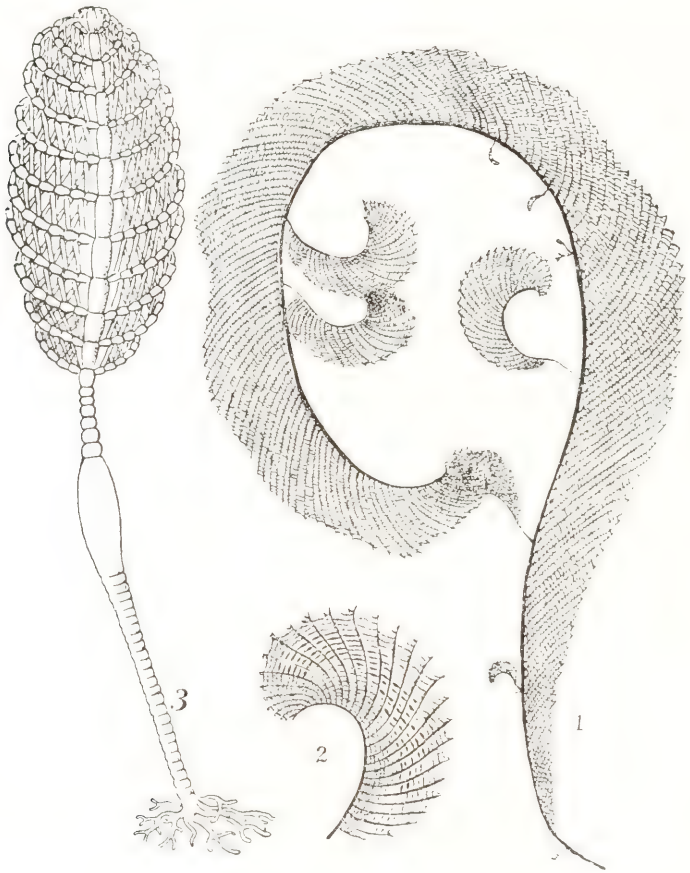


Fig. 546. *1* u. *2* *Claudea elegans*, Orig. *3* *Struvea* n. Murray u. Boodle.

Es braucht kaum gesagt zu werden, daß die Gitter den Bewegungen im Wasser weniger Widerstand entgegensetzen, und daß z. B. Agarum die Ortsveränderungen, die wir oben für Laminaria schilderten, viel leichter ausführt. Damit ist aber noch nicht gesagt, daß Agarum schon für das Leben in der Brandung geeignet sei, tatsächlich kommt dasselbe nach verschiedenen Autoren in dieser auch nicht vor, sondern wächst an geschützten Stellen in einiger Tiefe.

Dasselbe dürfte für Thalassiophyllum gelten, das sich hier wohl anschließt.

Wie weit die übrigen Formen, welche wir oben aufzählten, in die Brandung vordringen, ist mir nicht bekannt, aber ich vermute, daß starker Wellenschlag sie einfach zerfetzen würde, und nehme bis zur weiteren

Belehrung durchs Experiment an, daß sie in ähnlicher Weise wie Agarum in den verschiedensten Richtungen um ihren festsitzenden und biegsamen Stiel pendeln. Für solche Bewegung dürfte der in Rede stehende Gitterbau besonders nützlich sein, gleichgültig ob das Gitter in einer Ebene liegt, wie das hier gewöhnlich der Fall ist, oder ob es prismatisch ausgespannt ist wie bei Dictyurus 1, 618). Entscheidend aber ist der bewegliche Stiel; durch diesen unterscheiden sich die behandelten Gitter von den später zu besprechenden Netzen, welche entweder unbeweglich fest sitzen oder ganz frei schwimmen.

Eine Verkettung der feinen Sprößchen zu Gittern erscheint für den angegebenen Zweck nur dann erforderlich, wenn die ersteren sehr zart sind. Federförmig gestaltete Thallome können genau dieselben Bewegungen ausführen, wenn sie erstens eine schmale, leicht bewegliche Basis haben, und wenn zweitens alle feineren Auszweigungen des Thallus relativ starr und unbeweglich sind. Ich erinnere u. a. an Pterosiphonien, an Ptiloten, Plumarien, an Plocamium, Halopteris und viele andere, ja ich ziehe sogar, trotz seines radiären Baues, Dasycladus hierher. Speziell an den mäßig bewegten Standorten dieser Alge kann man deren Pendelbewegungen um die feste Basis unschwer verfolgen, und ich zweifle nicht, daß dieselben weit schwerfälliger ausfallen würden, wenn nicht die starren Wirteläste das hemmende Wasser zwischen sich hindurch passieren ließen.

Gleiches könnte von Cladostephus gelten, obwohl derselbe im übrigen ebensowenig wie Dasycladus zu den Laubalgen gezählt werden darf.

Die Durchlöcherung des Laubes ist aber nicht der einzige Weg, den größere Algen wählen können, um mit den Wellen fertig zu werden. Daß es andere gibt, zeigt uns Alaria. Die ungemein derbe Mittelrippe trägt ja beiderseits einen relativ zarten Flügel. Wenn sich der Tang im brandenden Wasser, wie man z. B. an Norwegens Küsten leicht sehen kann, bewegt, klappen die Flügel zusammen, etwa so, wie wenn man ein Tuch, über einen biegsamen Stab gelegt, durch das Wasser zieht. Die Flügel der Alaria erinnern demnach an die Flächen der Monostroma.

Auch andere gerippte Laminarien verhalten sich wohl ähnlich, und mit ihnen wird man, denke ich, Formen wie Delesseria sanguinea u. a. in Parallele stellen. Ich weiß sehr wohl, daß diese nicht in der Brandung vorkommen, aber auch im mäßig bewegten Wasser wird ein solcher Bau von Bedeutung sein können.

Man wird aber kaum behaupten dürfen, daß alle Tange mit Mittelrippe hierher zu zählen sind. Niemals sieht man bei Fucus u. a. eine Längsfaltung der Thallome während der Bewegung, die Gewebe seitlich von der Rippe sind auch viel zu steif und derb dazu. Die Rippe ist hier zur Erhöhung der Zugfestigkeit ausgebildet.

Die gesteigerte Beweglichkeit des Algenlaubes kann aber weiterhin durch eine Annäherung an den Peitschentypus erreicht werden. So gibt es Laminarien der Saccharina-Gruppe, ja Formen der Lam. saccharina selber, welche nach Foslie in ziemlich starker Brandung sehr wohl gedeihen. Das Laub wird hier relativ schmal und resistent, der Stiel bildet sich zu einem zugfesten Organ ersten Ranges aus und vermag, wenn ich Wille's Angaben zugrunde lege, bei Bleistiftdicke etwa $2^1/_2$ Kilo zu tragen, ehe die Elastizitätsgrenze erreicht wird. Das Ganze ist kaum etwas anderes wie ein gestielter Lederriemen.

An solche Formen reihen sich dann Laminaria digitata und andere mit stark zerschlitzter Spreite; auch sie klingen an Himanthalia an, und im Grunde unterscheiden sie sich von den eben erwähnten Arten des

Saccharina-Typus nur dadurch, daß an dem Stiel statt eines zahlreiche Riemen zerren, sobald Brandung oder Strömung ihre Wirkungen ausüben. Vorausgesetzt ist dabei, daß der Stiel eines solchen Laminaria-Laubes äußerst zugfest und biegsam sei und mit den übrigen Teilen flute. Dem ist in der Tat so, wie auch der statt L. digitata häufig verwendete Name Lam. flexilis andeutet.

Dies hatte schon, wie ich LE JOLIS entnehme, Pfarrer CLOUSTON im Jahre 1834 am Strande der Orkneyinseln erkannt und zugleich fein beobachtet, daß sich die später nach ihm benannte Laminaria Cloustoni

Flaggentypus. u. a. ganz anders verhalten. Hier ist der Stiel des Laubes fast stocksteif, und die gefingerte Spreite bewegt sich an ihnen »like little flaggs«, wie unser Gewährsmann sich ausdrückt. Er hat tatsächlich recht. An fast allen nordischen Küsten kann man beobachten, wie bei Niedrigwasser die steifen Stiele solcher Laminarien am Oberende mehr oder weniger aus dem Wasser emporragen, und wie die Laubflächen an ihnen entsprechend herabhängen; bei steigender Flut breiten sie sich gleich flatternden Fähnchen aus. Man kann, wenn man will, hier von einem Flaggentypus reden. Zu ihm gehören auch die Postelsien und Lessonien. Die dicken Stämme dieser Algen sind ganz unverkennbar biegungsfest gebaut, und aus HARVEY's Angaben, sowie aus seinen Zeichnungen (Fig. 547) geht unverkennbar hervor, daß mindestens einige Lessonia-Spezies im Wasser aufrecht stehen wie Laubbäume, und daß sie ihre Flachsprosse bewegen etwa wie die Espe ihr Laub. Dazu sind jene durch die Abrundung an der Basis ja besonders befähigt.

Fig. 547. *Lessonia fuscescens.* Habitusbild verkl. n. HOOKER u. HARVEY.

Da die Stämme und die Stielchen der Flachsprosse bei den Lessonien eine ziemliche Dicke haben, darf man wohl annehmen, daß sie einiger Brandung widerstehen. Genaues freilich ist mir nicht bekannt.

Der hier besprochene Typus erinnert lebhaft an gewisse Palmen, über welche HABERLANDT in seiner Tropenreise berichtet. Er beschreibt dort, wie die Stämme derselben im Sturm wenig gekrümmt werden, während die beweglichen Blätter im Winde flattern.

Bojentypus. Aus der Peitschenform der Laminaria flexilis u. a. hat sich nun ein Typus herausgebildet, den man als Bojentypus bezeichnen kann. Nereocystis (Fig. 548) ist der beste Repräsentant für denselben. Bei dieser Riesenlaminaria hat sich ja an der Basis des Laubes eine gigantische Schwimmblase entwickelt (**1**, 435), der Stiel ist dermaßen zugfest, daß die Anwohner des Behringsmeeres ihn gelegentlich als Leine verwenden. Dem entspricht die Lebensweise. Die Pflanze scheint nicht an der offenen Küste vorzukommen, sie wächst nach MCMILLAN in Sunden und Kanälen zwischen den Inseln, welche je nach Ebbe und Flut starke

Strömung haben. Die Schwimmblase, die hier wirklich den Namen verdient, hebt das Laub bis an die Wasseroberfläche, und beide machen alle Wasserbewegungen mit wie eine an langer Trosse verankerte Boje.

Ein Bojentang ist auch Macrocystis, nur ist hier im Vergleich zu Nereocystis die große Boje in zahlreiche kleine aufgelöst. Vermöge der letzteren hebt die Pflanze ihre Blätter an die Oberfläche, sie macht alle Wellenbewegungen mit und trägt andererseits dazu bei, die Gewalt der Wogen zu brechen, wie das die Reisenden (z. B. Darwin, vgl. Goebel) mehrfach schildern.

Seitenstücke zu diesen Tangen sind im Süßwasser wohl Ranunculus fluitans u. a., wenn ihnen auch die Bojen fehlen.

Fig. 548. *Nereocystis Lütkeana P. et R. 1* u. *2* junge Stadien n. McMillan. *3* fast erwachsene Pflanze n. Postels u. Ruprecht.

6. Sackformen.

Schon bei Turbinaria, Chrysymenia Uvaria u. a. sind die assimilierenden Organe nicht mehr flächenförmig ausgebreitet, sondern kugelig, kreiselig usw. An solche Formen möchte ich etwa unter Vermittelung von Chrys. microphysa Kuck. (**1**, 551) Gebilde wie Asperococcus, Soranthera, Adenocystis, sodann Enteromorpha, Phaeosaccion, Halosaccion usw. anschließen. Es handelt sich um nicht oder nur mäßig verzweigte Sprosse, welche kugelig bis keulig erscheinen. Am Oberende mit Luft oder dünnem Schleim erfüllt und mehr oder weniger stark aufgeblasen, sind sie an ihrer Basis (Fig. 549) meist dünn und beweglich.

Fig. 549. *Asperococcus bullosus* n. THURET.

Die Verteilung der assimilierenden Zellen auf Zylinder, Kugeln usw. ermöglicht natürlich, ebenso wie bei flachen Formen, eine angemessene Ausnutzung der Lichtstrahlen, besonders dann, wenn jene Körper in die richtige Lage gebracht werden, und letztere scheint mir eine von der vertikalen nicht wesentlich abweichende zu sein. Tatsächlich stehen die Säcke bei ruhigem Wasser vielfach annähernd aufrecht, bei mäßiger Bewegung pendeln sie hin und her wie ein Fesselballon, erst bei starker Brandung und Strömung kommen sie in andere Lagen. Letzteres ist z. B. bei gewissen Enteromorphen nicht selten, aber dann erscheinen die Schläuche derselben auch häufig abgeflacht und funktionieren wie Blattalgen.

Losgerissen kommen Vertreter unserer Gruppe, speziell Enteromorpha intestinalis, häufig an die Oberfläche ruhiger Wässer und werden hier durch die in den Schläuchen enthaltenen Gasblasen festgehalten. Ob das unter allen Umständen für sie nützlich ist, glaube ich kaum, jedenfalls erscheinen unter solchen Umständen die verschiedenen Seiten des Sackes eminent verschieden gefärbt, und die stark belichteten werden grüngelb. Sonach wird man aus diesem Befunde kein Argument gegen unsere obige Auffassung herleiten können, eher scheint sie mir durch denselben eine Bekräftigung zu erfahren.

7. Dorsiventrale Algen.

Die Ähnlichkeit einer Leveillea, Euzoniella oder Polyzonia (**1**, 627 u. 629) mit kriechenden Lebermoosen springt jedem Laien in die Augen, und der Botaniker ist nicht im Zweifel darüber, daß in beiden Fällen analoge Faktoren bei Ausprägung der Typen gewirkt haben. Für die Ausbildung der Blätter, für die Verlegung derselben in eine Ebene muß man bei

Moosen wie Algen das Licht verantwortlich machen, bei letzteren aber hat sicher, bei ersteren vielleicht in gewissen Fällen Wasserbewegung eine Rolle gespielt. Leveillea (Fig. 550, *1*), Euzoniella, Polyzonia usw. sind vermöge ihrer kriechenden Lebensweise imstande, sich anderen Algen anzuschmiegen; sie tun das auch, wie Okamura's niedliche Figur (Fig. 550, *2*) zeigt, sehr weitgehend und sind auf diesem Wege imstande, in der Brandung auszuhalten.

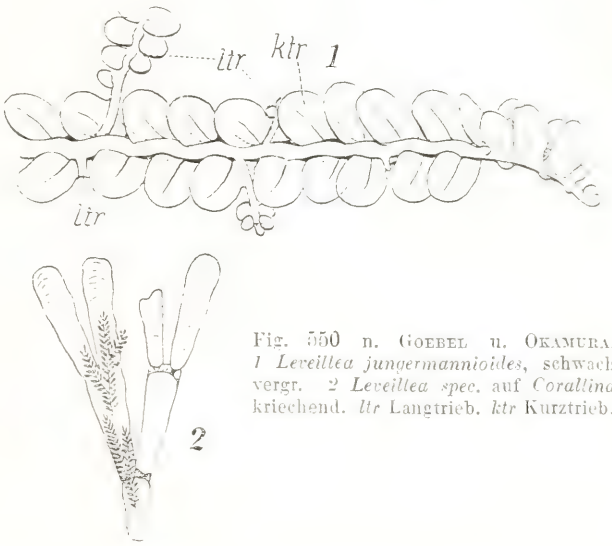


Fig. 550 n. Goebel u. Okamura. *1 Leveillea jungermannioides*, schwach vergr. *2 Leveillea spec.* auf *Corallina* kriechend. *ltr* Langtrieb. *ktr* Kurztrieb.

Das Anklammern an andere Algen spielt auch sicher bei den Herposiphonien eine Rolle, überhaupt bei vielen kleinen dorsiventralen Florideen, welche bisweilen ihre Wirte resp. Stützen wie ein Netz von Spinnweben überziehen.

Aber natürlich brauchen nicht alle dorsiventralen Algen eine solche kriechende Lebensweise zu führen, und Falkenberg hat besonders darauf hingewiesen, daß die morphologisch dorsiventralen Pollexfenien, Cliftonaeen usw. biologisch bilateral oder radiär sind.

8. Polster, Scheiben und Krusten.

Peyssonelia, Cutleria adspersa, Zanardinia (Fig. 551), Anadyomene u. a. bilden, wie man weiß, ein ziemlich derbes, lederiges Laub, welches mit einer Seite dem Substrat durch eine seitlich oder zentral gelegene Haftscheibe und außerdem durch Rhizoiden angeheftet wird. Die Ränder können mehr oder weniger emporgebogen sein. Trotzdem rollen die Wellen leicht über die Thallome hinweg, die meistens in der Litoralregion an verschieden exponierten Stellen anzutreffen sind.

Diesen Lederscheiben analog sind die Polster, als deren typische Vertreter Codium Bursa, Chaetophora radians, elegans, pisiformis und Coleochaete pulvinata angesprochen werden können. Ihnen reihen sich die Krusten von Valonia, die Rasen mancher Vaucheria-Arten aus stark strömenden Bächen, ferner Elachistea, Leathesia (Fig. 552) u. a. an.

Es handelt sich in allen Fällen um kugelige bis halbkugelige Gebilde verschiedenen Durchmessers, die aus radiär gestellten Schläuchen resp. Fäden zum mindesten in ihren peripheren Teilen zusammengesetzt sind.

Biologisch gleichwertig sind ihnen die etwas anders aufgebauten, vielfach hohlen Kugeln von Soranthera, Colpomenia sinuosa (Fig. 553) u. a.

Die oben erwähnten Polster und Kugeln sind meist groß, kleiner erscheinen schon die Scheiben von Elachistea-Arten (Fig. 554), und als im übrigen gleichgebaute Miniatur-Ausgaben von Polstern usw. können die Kügelchen von Microspongium gelatinosum, von Ascocyclus globosus Kk. u. a. (Fig. 556) gelten. Sie leiten hinüber zu den Krusten kleiner Ascocyclus-Arten (Fig. 555), zu Myrionemen, Ralfsien, Ulvellen, zu Petrocelis, Cruoria, Rhodopeltis, Melobesia, Hildenbrandtia usw., welche sich ihrem Substrat meist ohne Rhizoiden ungemein dicht anschmiegen (Fig. 557). Mit den erwähnten Polstern haben sie gemein die Zusammensetzung aus Fäden oder Zellreihen, welche zum Substrat senkrecht gestellt erscheinen (Fig. 557).

Fig. 551. *1 Peyssonelia squamaria*, Orig. *2 Zanardinia collaris* n. REINKE; junge Sprosse auf altem Laub.

Eine solche Struktur wird bei anderen Formen, z. B. bei Sphaceloderma, undeutlich

Fig. 552. *Leathesia difformis* auf *Furcellaria fastigiata*. Orig.

Fig. 553. *Colpomenia sinuosa*, Orig. Nat. Größe. Die großen Blasen von oben gesehen

Fig. 554. *Elachistea scutulata* n. THURET, nat. Gr.

Fig. 555 n. REINKE's Atlas. *Ascocyclus* auf *Fucus serratus*, nat. Gr.

und hört natürlich ganz auf bei den Scheiben und Krusten, welche nur aus einer Lage von Zellen bestehen, wie das am bekanntesten für Col. scutata u. a. ist und ferner bei Cephaleuros-Arten vorkommt. Aus einer Zellschicht bestehen auch die Scheiben der Pringsheimia, Ochlochaete und nicht weniger anderer Chaetophoreen, die ihr Substrat (vielfach andere Algen) dicht, mantelartig umkleiden (Fig. 558).

Fig. 556 n. Reinke's Atlas. *1 Ascocyclus globosus* auf einer anderen Alge, nat. Gr. *2* derselbe, etwas vergr. *3 Ascocyclus balticus*, Polster im Längsschnitt. *so* Sohle. *wpf* Wirtspflanze.

Diesen einschichtigen Scheiben nähern sich dann, durch mancherlei Übergänge verbunden, Formen wie Phaeostroma Bertholdi Kuck. (Fig. 559) und zahllose andere, bei welchen ein feines Netzwerk von Fäden auf dem Substrat hinkriecht.

In der soeben gegebenen Übersicht wurden unter den verschiedenen Rubriken stets Vertreter roter, grüner und brauner Algen aufgeführt, und tatsächlich sind häufig die Krusten einer Phaeophycee den gleich-

namigen Gebilden einer Floridee so ähnlich, daß man sie im entfärbten Zustande kaum oder gar nicht zu unterscheiden vermag, so lange keine Fortpflanzungsorgane vorliegen. Daraus muß hier, wie überall, geschlossen werden, daß eine Anpassung an gleiche Lebensbedingungen gegeben ist,

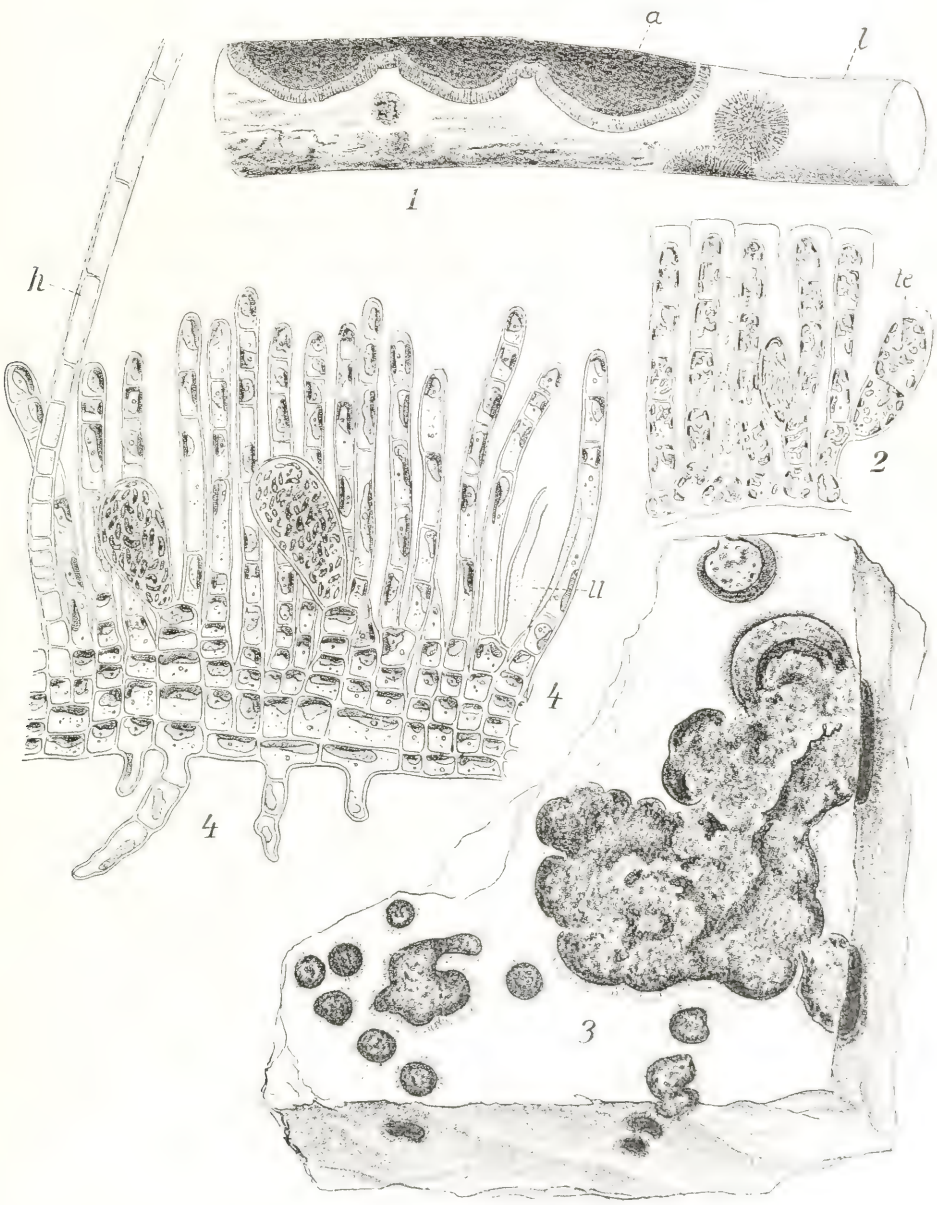


Fig. 557 n. Kuckuck u. Reinke's Atlas. *1 Rhodochorton parasiticum (a)* auf einem *Laminaria*-Stiele *(l)*. *2 Cruoria*, Thalluslängsschnitt. *3 Ralfsia verrucosa* auf einem Stein. *4* dies. im Längsschnitt. *te* Tetrasporen, *u* unilokuläre Sporangien, *h* Haare.

und man ist nicht berechtigt, solcherart gleichgestaltete Formen als Verwandte anzusehen. Nun ist es natürlich auch unter den jüngeren Autoren niemandem eingefallen, etwa eine Ralfsia zu einer Cruoria in verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen, aber über die Verwandtschaft gleichgefärbter Krusten- und Scheibenalgen hat man doch diskutiert. Z. B. hat Wille seine Mycoideaceen mit den Coleochaeten in Verbindung gebracht, und Reinke spricht von einem möglichen Zusammenhang zwischen Myrionemen und Sphacelarien usw. Ich habe schon in früheren Kapiteln ausgeführt, daß ich mich derartigen Auffassungen nicht anzuschließen vermag, und Chodat hat bereits vor längerer Zeit sich in dem gleichen Sinne geäußert.

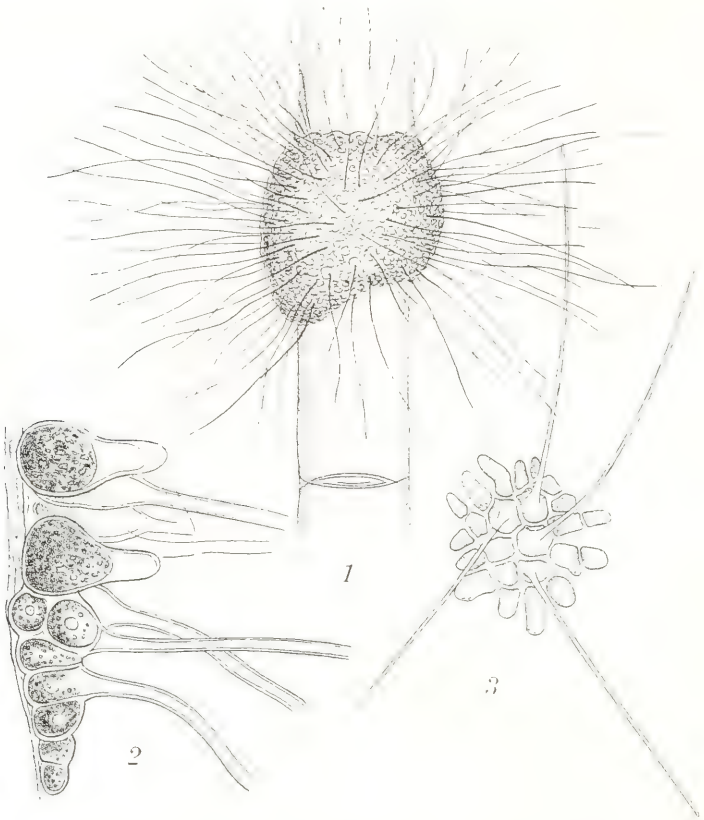


Fig. 558. *Ochlochaete ferox* n. Huber. *1* erwachsene Pflanze auf einem *Chaetomorpha*-Faden. *2* dies., Zoosporen bildend. *3* Keimpflanze.

Sind jene Ähnlichkeiten für die Verknüpfung großer Gruppen nicht verwendbar, so beweisen sie uns auch, wie ich glaube, für die Phylogenese der kleineren nichts, und wir können höchstens noch fragen, ob Krusten, Scheiben und Polster innerhalb ihres jeweiligen Verwandtschaftskreises (Familie) als rudimentäre oder als reduzierte Formen aufzufassen sind, z. B. ob Coleochaete pulvinata oder C. scutata, ob Trentepohlia aurea oder Cephaleuros die primitivere Form ist. Die Sache ist natürlich von Fall

zu Fall zu behandeln, und bei Besprechung der einzelnen Familien habe ich mich meistens dahin entschieden, daß verzweigte Buschformen usw. die ursprünglicheren sind, von welchen sich die Scheiben usw. herleiten.

Es läge also im allgemeinen eine Reduktion vor, und die Frage wäre, welche Faktoren führten sie herbei?

Betrachtet man Coleochaete pulvinata oder Chaetophora, so kommt man fast unwillkürlich zu dem Schluß, daß das Licht für diese Struktur verantwortlich sei. Die radiäre Anordnung der assimilierenden Fäden erscheint als eine Anpassung an dieses, genau wie das Palissadenparenchym bei höheren Pflanzen, und wenn dem so ist, kann man auch die Rindenschläuche von Codium Bursa, die assimilierenden Fäden aller anderen Polster und Scheiben so auffassen. Dem Licht gegenüber, das die Polster

Fig. 559 n. Kuckuck. *Phaeostroma Bertholdi* Kuck. auf *Scytosiphon*. *h* Haare, *s* Gametangien. *b* Sporangien der Wirtspflanze.

und Scheiben gleichmäßig trifft, befinden sich jene Organe in der Profilstellung, und diese dürfte nicht unzweckmäßig sein, da ja die Algen helles Licht häufig fliehen, wie an anderer Stelle erörtert wurde.

Aber auch die Scheiben, welche der assimilierenden Palissadenfäden entbehren, befinden sich dem Licht gegenüber in einer bestimmten und mutmaßlich günstigen Lage. Sie kommen vielfach an anderen Algen, häufig in deren Schatten, vor, siedeln sich auch in Kulturen gern an der vom Fenster abgekehrten Seite der Gefäße an, und so möchte ich sie etwa mit Farnen und Moosen vergleichen, welche im Schatten anderer Gewächse gedeihen. Auch bei diesen fehlt häufig ein Palissadengewebe, wie mir scheint, in Anpassung an ein gedämpftes Licht.

Obwohl nun manche Polster und Scheiben in ruhigem Wasser leben, ist es natürlich nicht überflüssig, zu diskutieren, ob jene Formen nicht

doch für bewegtes Wasser zweckmäßig und danach diesem ebenso angepaßt sind wie dem Licht. In der Tat scheinen sie mir gerade so eine Resultante des Kampfes mit Wellen und Strömung zu sein, wie die Peitschen- und Wurmformen, die Bojentange usw. Der Unterschied besteht nur darin, daß die letzteren »gelernt« haben mit den Wellen umzugehen und sich diesen gleich dem Schwimmer ruhig anvertrauen, während die Polster, Scheiben usw. eine rückläufige Bewegung durchmachten, sich gleichsam vor den Wellen zurückzogen und in Anklammerung an tote und lebende Substrate ihr Heil suchten.

Beobachtung an den Standorten zeigt, daß diese etwas anthropomorph gefärbte Auffassung zu Recht besteht, daß z. B. über die in der Litoralregion festsitzenden Ballen der Colpomenia sinuosa die Wogen hinwegspülen, ohne Schaden zu stiften. Ebenso rinnen die Bergwässer über die Rasen der Vaucheria hinweg, und die Knollen der Leathesia, der Sorantherа u. a. bewegen sich offenbar ohne große Hemmung mit den sie tragenden Pflanzen in der Brandung. Das gilt noch mehr von den zahllosen Krusten- und Scheibenformen, welche anderen, derberen Algen aufsitzen. Man betrachte nur einmal, speziell im Frühjahr, die unendlich vielen Krusten, welche das Laub verschiedener Fucus-Arten (Fig. 555) bevölkern, und weiterhin die, welche auf Stiel (Fig. 557) und Spreite von Laminarien, ja auch auf den Riemen von Himanthalia (Fig. 554) sich angesiedelt haben. Sie alle bilden scheinbar Glieder jener großen Tange und lassen sich, an diese angeklammert, durch die Wellen tragen; sie gleichen also den Tieren verschiedener Art, welche der Wal auf seiner dicken Haut durch das Wasser schleppt.

Die steinüberziehenden Krusten sind natürlich mutatis mutandis in gleicher Weise zu verstehen wie die vorerwähnten, mögen sie am Strande des Meeres gedeihen oder in den Bergbächen wie die Hildenbrandtia rivularis ihr Dasein fristen.

An diese reihen sich dann auch die scheibigen Cephaleuros-Arten, wie Ceph. laevis, die fädigen, wie Ceph. solutus usw., die ja auf tropischen Laubblättern vorkommen **1**, 253), sie erscheinen nach dem übereinstimmenden Urteil aller Autoren als Anpassungen an die Tropenregen, welche dort alles mit Wasserströmen überschütten. Nur relativ niedrige, dem Blatt angeschmiegte Formen können demselben standhalten.

Ziehen wir das Fazit aus dem Bericht über die Polster und Scheiben, so können wir sagen, daß sie an Licht und Wasserbewegung in gleicher Weise angepaßt erscheinen, letzterer weichen sie tunlichst aus, ersteres lassen sie in bestimmt geregelter Weise auf sich wirken, sei es, daß sie selbiges voll ausnutzen oder seine zu große Intensität durch Profilstellung der Assimilatoren regulieren.

Dieser Auffassung widerspricht die Tatsache nicht, daß Krustenalgen (Coleochaeten) in unbewegten Tümpeln oder in relativ großer Meerestiefe gefunden werden. Solche Formen können sehr wohl durch alleinige Wirkung des Lichtes entstanden sein, oder aber sie sind erst nachträglich in ruhiges Wasser eingewandert, in dem sie natürlich auch existenzfähig sind, um so mehr, als gerade dünne Scheiben, welche die Kiesel usw. am Boden des Meeres überkleiden, weit mehr imstande sind, spärlich auf sie fallendes Licht auszunutzen, als irgend eine andere Algenform.

Das gilt besonders von den Kalkkrusten und Platten der Lithophyllen, die wohl immer im tiefen Wasser oder doch an lichtarmen Stellen gefunden werden und zudem an Orten, an welchen die Vegetation der Strauch-

algen usw. spärlicher wird oder ganz schwindet. So hindern diese nicht die Ausnutzung des Lichtes durch die Krusten.

Den Polstern des Codium usw. parallel gehen andere, welche äußerlich ähnlich gestaltet sind, im inneren Bau aber abweichen. Diejenigen von Boodlea bestehen aus Fäden, welche nach allen Richtungen hin netzig mit einander verbunden werden (vgl. **1**, 260). Die Pflanze kommt zwischen den Flutmarken vor, und man kann sich unschwer vorstellen, daß die Netzverbindungen für festen Zusammenhang in den Wellen sorgen, und daß die Maschen zwischen ihnen den Zutritt des Wassers zu allen Zellen frei lassen.

Ist Bitter's Vermutung richtig, daß das Boodlea-ähnliche Microdictyon Spongiola Berthold nur eine polsterige Form von Microdictyon umbilicatum sei, welche gelegentlich unter Einwirkung von Licht und Wellen entsteht, so würde man wohl annehmen dürfen, daß solche Dinge, welche in gewissen Fällen noch labil sind, bei Boodlea und weiterhin auch bei anderen Polstern zu einer konstanten Einrichtung geworden seien.

Fig. 560. *Hydroclathrus cancellatus* n. Mitchell.

Hydroclathrus cancellatus (Fig. 560) betrachtet man wohl biologisch als eine derbe Boodlea, obwohl ihr anatomischer Aufbau ein ganz anderer ist.

Weitere Netzpolster aus bewegtem Wasser, die man hierher ziehen müßte, sind mir nicht bekannt, dagegen glaube ich noch auf Polster oder Ballen hinweisen zu sollen, die von verschiedenen Algen gelegentlich gebildet werden, ohne daß es zu einer Netzverkettung käme. An den italienischen Küsten sah ich Callithamnien, Spermothamnien usw., an den norwegischen Sphacelarien, Cladophoren usw., deren Äste, wirr durch einander wachsend, schwammige Polster bildeten. Die Pflänzchen erscheinen meistens nahe dem Niveau, die Bildungen sind, soweit ich sehe, nicht konstant, aber sie geben doch wohl ebenso wie das Microdictyon Spongiola einen Fingerzeig bezüglich der Entstehung der Polster.

Mit den Polstern, Scheiben und Krusten, denen die Fortpflanzungsorgane eingesenkt sind oder unmittelbar aufliegen, beschließen die bislang erwähnten Algen ihr Leben. Biologisch reihen sich ihnen während einer bestimmten Lebensperiode alle die Algen an, welche eine Sohle entwickeln. Es handelt sich ja, wie wir aus früheren Berichten wissen, bei jener Bildung um jugendliche Durchgangsstadien, welche genau so wachsen wie die oben behandelten Scheiben. Anfänglich das einzige Organ der Pflanze, kriechen sie auf dem Substrat hin und setzen sich auf ihm fest, ohne daß Wasserbewegung und andere Faktoren sie zu stören vermöchten; ist aber die Sohle entsprechend erstarkt, dann treten aus ihr mehr oder weniger lange Triebe hervor, die nunmehr der Wasserbewegung Widerstand zu leisten befähigt sind.

Die aus den Sohlen entwickelten Sprosse pflegen die Träger der Fortpflanzungsorgane zu sein, und man kann nun aus dem Chaos der zahllosen

Sohlenalgen eine ganze Stufenleiter bilden, welche beginnt mit reich verzweigten, buschigen Fruchtträgern, die auch zu energischer Assimilationsarbeit befähigt sind, und endigt mit ganz kurzen wenigzelligen Stielchen, welche nur noch als Träger und Bildner der Fortpflanzungsorgane funktionieren.

Zwischen der Ausbildung der Fruchtträger und derjenigen der Sohlen pflegt eine Korrelation zu bestehen. Buschige Formen haben relativ kleine Sohlen, die Funktion derselben (die Festheftung) wird meistens sehr bald übernommen von Hyphen, welche sich zu Haftscheiben vereinigen (vgl. z. B. Chaetopteris plumosa bei Reinke), dort aber, wo die Fruchtsprosse relativ klein sind, ist die Sohle eminent stark entwickelt, sie übernimmt außer der Festheftung auch noch die Ernährung. Solche Formen bilden dann den Übergang zu den schon besprochenen Krusten, bei welchen diese auch noch die Fortpflanzungsorgane in sich selbst erzeugen.

Beispiele für Abstufungen dieser Art sind u. a. bei Ectocarpeen, Chaetophoreen, Coleochaeten gegeben, bei welchen wir ja schon früher alle die verschiedenen Ausbildungsformen von der einfachen Scheibe bis zum Busch resp. umgegekehrt verfolgten.

Auf diese soll nicht wieder zurückgegriffen werden, dagegen mag für einige Fälle die spezifische Bedeutung gut entwickelter Sohlen und analoger Gebilde klargelegt werden.

Es mag paradox erscheinen, wenn wir mit Himanthalia beginnen. Die Pflanze bildet allerdings keine Sohle, aber doch Scheiben, die mit denjenigen von Peyssonelia oder Zanardinia erhebliche Ähnlichkeit haben, denn die Kreisel, welche zunächst entstehen, gestalten sich, wie wir (**1**, 512) schilderten, zu flachen Gebilden, welche dem Gestein fest angedrückt werden. Erst wenn diese Scheiben voll entwickelt ihr eigenes Wachstum einstellen, sprossen die langen Riemen aus der Mitte hervor, denn dann erst ist das Haftorgan so weit erstarkt, daß es diese tragen kann. Himanthalia entspricht also genau dem, was wir auf S. 300 sagten. Sie hat eine Periode, in welcher sie die Wogen über sich hinwegrollen läßt, eine zweite, in welcher sie mit ihnen schwimmt.

Der Riementang ist eins der klarsten Beispiele dieser Art, ihm schließen sich aber, obwohl ganz anders gebaut, die Batrachospermen und Lemaneen an. Die chantransioiden Formen entstehen besonders bei der letzteren Gattung in den Bergbächen zuerst, sie bieten der Strömung wenig Angriffspunkte, und erst wenn sie völlig erstarkt sind, erscheinen die Borsten, um mit dem Wasser zu fluten.

Die sogen. Vorkeime sind bei den beiden erwähnten Florideen überhaupt der resistentere Teil der Pflanze, der ungünstige Perioden leichter überdauert.

Das trifft nun in erhöhtem Maße für die Sohlen der Dumontia filiformis zu. Dieses sind (vgl. S. 212) die perennierenden Teile der Pflanze, die alljährlich einmal Fruchtsprosse treiben. Die Sohlen haben, wie Reinke betont, außerordentliche Ähnlichkeit mit Krustenalgen Hildenbrandtia usw.) und es ist auch klar, daß sie wie diese leben, an die gleichen Faktoren angepaßt sind.

Placophora Binderi (**1**, 624) erinnert teils an Dumontia, teils an Himanthalia. Sie setzt sich mit Hilfe großer Scheiben auf dem Substrat fest, und produziert erst sehr spät Fruchttriebe, die zudem recht klein sind; ganz ähnlich verhalten sich die Battersien (Fig. 561, *1*) und manche Cephaleuros-Arten (Fig. 561, *2*), wenn man will auch die Aglaozonien, die zum mindesten gelegentlich Cutlerien-Formen produzieren können. Es handelt sich hier

überall um den oben skizzierten Fall: Die Scheiben besorgen Festheftung und Ernährung, die Fortpflanzungsorgane sind zu kleinen Anhängseln geworden, die nur zu bestimmter Zeit entwickelt werden.

Ob diesen kurzen Trägern der Fortpflanzungsorgane, welche sich über die Scheiben erheben, noch eine besondere Bedeutung zukommt, ist nicht klar. Man sollte meinen, wenn alles in die Scheibe verlegt wurde, hätten sie auch mit »eingeebnet« werden müssen. Allein für einen Fall, nämlich Cephaleuros, kann man sich doch vorstellen, daß die Emporhebung der Sporangien über die Scheibe von Wichtigkeit ist. Die Hakensporangien werden durch den Wind verbreitet. Der aber kann kaum angreifen, wenn solche Organe in die Scheiben versenkt sind.

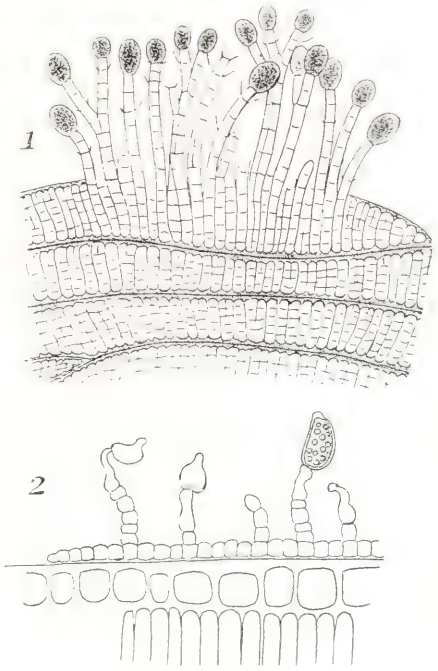


Fig. 561. *1 Battersia mirabilis* n. Reinke. *2 Phycopeltis Treubii* n. Karsten.

Von Interesse ist, daß Licht und Wasserbewegung auch bei ganz anderen Pflanzengruppen den letztgenannten Algen analoge Formen gezüchtet haben. Besonders durch Goebel wissen wir, daß tropische Lebermoose mit den Cephaleuros-Arten auf Blättern gedeihen und, wie diese, die Anheftung durch Scheiben besorgen, welche auch im Regen standhalten. Erst wenn die Scheiben ausgebildet sind, erscheinen an ihnen die typischen Moossprosse.

Da die Entwickelung der besprochenen Sohlen bereits an anderen Orten dargelegt wurde, braucht hier nur noch einmal darauf hingewiesen zu werden, daß sie morphologisch nicht alle gleichwertig sind. Die weitaus meisten gehen aus den Keimen direkt hervor, diejenigen von Placophora aber, sowie die von Aglaozonia (Cutleria) sind sekundäre Bildungen, und es darf vielleicht mit Bezug auf die letzten beiden Gattungen betont werden, daß wieder ganz differente Gruppen analoge Produkte liefern.

Literatur.

Chodat, R., Sur quelques caractères épharmoniques dans les algues épiphylles. Bull. de l'Herb. Boiss. 1898. **6.** p. 630.
Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. II. 6. Wasserpflanzen.
Sachs, J., Mechanomorphosen und Phylogenie. Flora 1894. **81.**
Wille, N., Chlorophyceen in Engler-Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien.
—— Bidrag till Algernas physiol. Anatomi. Kgl. svensk. Vet. Akad. Handl. 1885. **21.**

9. Epiphyten, Endophyten und Parasiten.

Die Notwendigkeit, sich mit dem Substrat, auch mit anderen lebenden Organismen in feste Verbindung zu bringen, hat speziell bei vielen kleineren Algen, bei Polstern, Scheiben und Krusten, bei fädigen Formen, kleineren Büschen usw. zu besonderen, ziemlich mannigfaltigen Einrichtungen geführt, welche hier kurz besprochen werden sollen, nachdem über die Festlegung größerer Tange schon in früheren Kapiteln das Nötige berichtet ist.

Epiphyten.

Viele Scheiben usw. begnügen sich einfach mit einer »Festsaugung« auf anderen Algen, und wir haben schon früher berichtet, wie z. B. bei Coleochaete, bei Ascocyclus usw. die noch unbehäuteten Schwärmer sich unter Abplattung dem Substrat anschmiegen, um dann von dieser alsbald erworbenen festen Basis aus die Scheiben oder Sohlen zu bilden, welche dem Wirt ständig fest aufliegen.

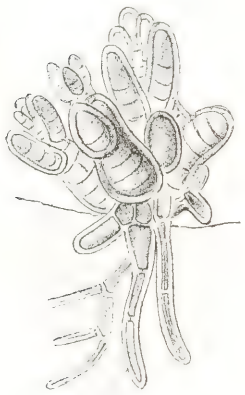


Fig. 562. *Chamaethamnion* n. Falkenberg. *rh* Rhizoiden, welche die Wirtspflanze umgreifen.

Manche ähnliche Formen verstärken ihre Position durch Rhizoiden, welche in Risse, Spalten oder Unebenheiten der lebenden oder toten Unterlage eindringen, und endlich gibt es kleine Algen, welche sich nur mit Rhizoiden festklammern, wie das z. B. bei Falkenberg's Chamaethamnion der Fall ist. Diese reduzierte Rhodomelee bildet Büschel gestauchter Sprosse, welche Rhizoiden entsenden, und diese greifen (Fig. 562) um die Zweige von Polysiphonia nigrita fest herum, wie die Kletterwurzeln von Aroideen.

In diesen Fällen von Epiphyten zu reden, liegt natürlich nahe, und man mag dabei um so mehr an die gleichnamigen Erscheinungen denken, welche höhere Pflanzen in den Tropen bieten, als auch die Algenepiphyten im Meer oft in großen Mengen beisammen wachsen und bisweilen in buntem Gemisch ihre Wirtspflanzen derart dicht überziehen, daß man kaum begreift, wie letztere noch zu leben imstande sind. Übrigens werden auf diesem Wege nicht bloß Algen, sondern auch die Gehäuse von Schnecken, die Chitinhüllen von Bryozoen und vieles andere überwachsen (Wille, Batters u. a.).

Endophyten.

Schleim- und Gallertbildungen sind sowohl auf der Außenseite der Algenthallome als auch im Innern derselben eine außerordentlich häufige Erscheinung, und wir wissen, daß es sich dabei immer um mehr oder weniger tiefgreifende Veränderungen der Zellwandungen handelt. Solche in verschiedenem Maße gelockerten Membranen bieten aber naturgemäß zahlreichen kleinen Algen einen willkommenen »Unterschlupf«, ja sie laden fast direkt zur Besiedelung ein. Diese, die keinen wesentlichen Schaden stiftet, erfolgt je nach Eigenart des Wirtes oder des eindringenden Gastes,

des Endophyten, in der mannigfaltigsten Weise, immerhin kann man zwei Typen einigermaßen unterscheiden, beim ersten werden nur die äußersten Membranlamellen des Wirtes befallen, beim zweiten dagegen durchwachsen die Algen alle vorhandene Gallerte bis ins Zentrum der bewohnten Thallome.

Algen in der Außenmembran.

Einen der einfachsten Fälle des ersten Typus stellt Gonatoblaste Huber dar. Diese Alge beeinflußt die Zellwände von Zygnema. Sobald sich ihre Zoosporen auf den letzteren festgesetzt haben, wird deren Schleimscheide

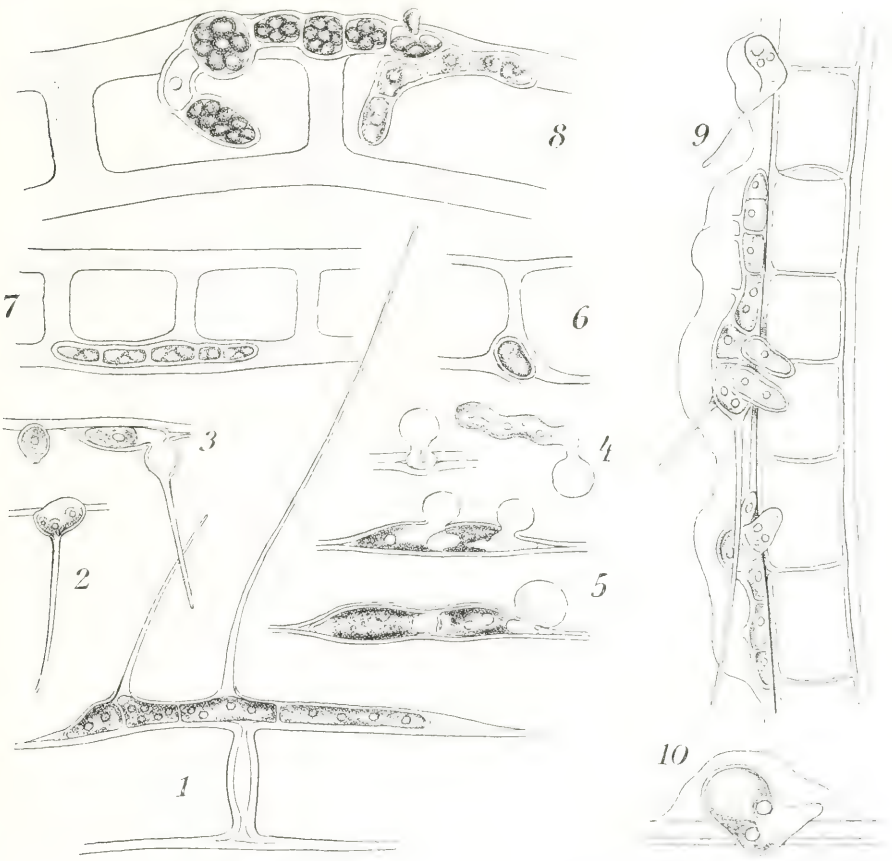


Fig. 563 n. Huber u. Wille. *1—4 Endoderma Jadinianum* Hub. und dessen Eindringen in die Wirtspflanze. *5 Endoderma leptochaete. 6—8 End. Wittrockii* in verschiedenen Altersstadien. *9, 10 Gonatoblaste* auf *Zygnema.*

lockerer, sie quillt unter Einwirkung des Eindringlings auf und umhüllt denselben nun so lange, als er das Zygnema bewohnt (Fig. 563, *9, 10*). Nur die Haare ragen noch über die Schleimmassen hervor, indem sie diese durchbrechen.

Haare erzeugt nach Huber auch noch Endoderma leptochaete; aber diese Alge nistet sich doch schon viel fester in der Membran von Chaetomorpha, Cladophora u. a. ein (Fig. 563, *1*), indem sie sich zwischen Cuticula und Zellulosemembran ihres Wirtes einklemmt. Die Haare durchbrechen die Cuticula.

Das Eindringen der Alge ist vollkommen pilzartig. Die Schwärmer setzen sich auf der Außenhaut des Wirtes fest, umgeben sich mit Membran und treiben einen kurzen Keimschlauch, welcher bis unter die Cuticula vordringt (Figur 563, *2*, *3*). In ihn wandert auch alles Plasma mit Chromatophoren usw. ein, außen bleibt nur eine farblose Blase zurück. Jetzt breitet sich der Keimschlauch parallel zur Oberfläche des Wirtes aus, indem er die Cuticula abhebt (Fig. 563, *3*). Ob das rein mechanisch durch keilförmiges Einklemmen der fremden Zelle erfolgt, ist unsicher. Enzyme mögen schon eine Rolle spielen, und solche müssen sicher mit vielen Autoren angenommen werden, wo es sich um die Durchbohrung der Cuticula handelt.

Fig. 564. *Microsyphar Polysiphoniae* n. Kuckuck. *1 Polysiphonia*-Sproß von dem Endophyten (*a*) umsponnen. *2* Membranstück der Wirtspflanze mit einem Faden der fremden Alge im opt. Durchschnitt. *w* Wand, *p* Pericentralen der *Polysiphonia*.

Andere Endoderma-Arten, wie E. viride, das unter dem Namen Entocladia viridis durch Reinke wohl zuerst von allen hierher gehörenden Formen bekannt wurde, sowie das von Wille beschriebene End. Wittrockii usw. haben bei ihrer »membranösen« Lebensweise ihre Haare völlig eingebüßt, im übrigen verhalten sie sich den vorher geschilderten durchaus ähnlich. Sie scheinen mir nur (mit Hilfe des gleichen Keimungsmodus) etwas tiefere Membranschichten verschiedener Meeresalgen aufzusuchen, und für End. gracile gibt Hansgirg sogar an, daß sie in das Lumen von (verletzten) Zellen eindringe.

Eine getreue Kopie der Endodermen ist die von Batters aufgefundene Floridee Schmitziella (Fig. 565, *3*), welche ihren ganzen Thallus in den peripheren Membranschichten von Cladophora pellucida entwickelt und ferner, damit auch braune Algen nicht fehlen, Microsyphar nebst Dermatocoelis. Microsyphar Polysiphoniae (Fig. 564) wächst nach Kuckuck in der Haut, welche die peripheren Zellen nach außen bedeckt, und Dermatocoelis kommt nach Rosenvinge in analoger Weise auf Laminaria vor. Beide Algen senden, soweit mir bekannt, keine Fortsätze in das innere Gewebe und dokumentieren damit

wohl, daß die subcuticulare Lebensweise nicht etwa durch die Wirtspflanze bedingt ist.

Alle diese Algen bestehen anfänglich aus wenig verzweigten Fäden, und damit kann es auch im Alter sein Bewenden haben. Häufig aber findet reichlichere Verzweigung statt, die endlich zur Bildung einer kompakten pseudoparenchymatischen Scheibe führen kann.

Die Schwärmer der erwähnten Chaetophoreen können fast aus jeder Thalluszelle hervorgehen, diese wölbt sich etwas nach außen vor und entläßt die Tochterzellen nach Durchbrechung der äußeren Membranlamellen des Wirtes.

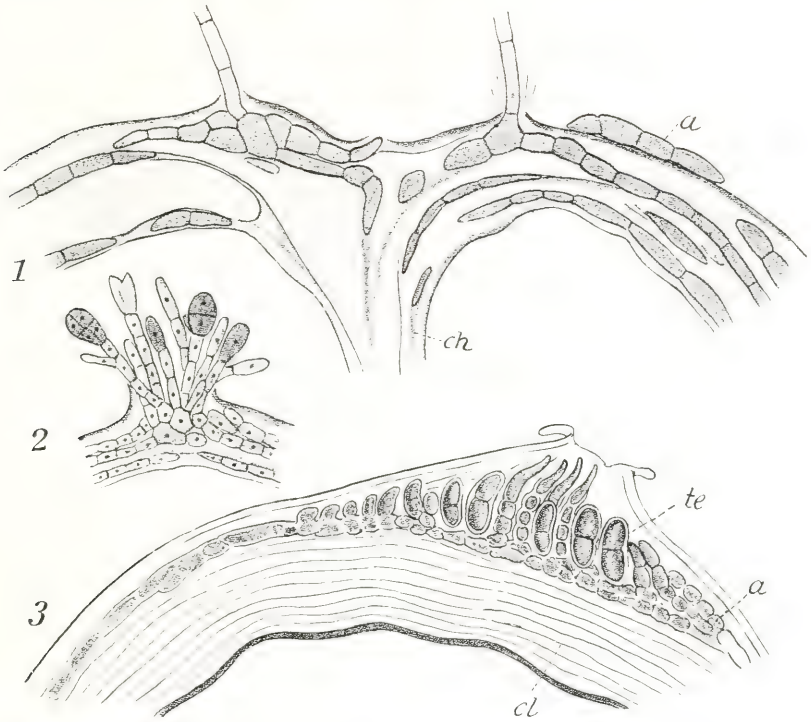


Fig. 565 n. Kuckuck u. Batters. *1* u. *2 Rhodochorton membranaceum* (*a*) in den Chitinhüllen (*ch*) der *Sertularia pumila*. *3 Schmitziella endophloea* (*a*) in der Haut von *Cladophora pellucida* (*cl*). *te* Tetrasporen.

Bei Microsyphar Polysiphoniae dürfte die Zoosporenbildung schon etwas mehr lokalisiert sein, hier entsendet das vegetative Lager an bestimmten Stellen kurze ein- bis zweizellige Fortsätze nach auswärts, welche zu einem Pölsterchen zusammenschließen und gleichzeitig die äußeren Wandschichten des Wirtes sprengen. Kuckuck betrachtet diese Polster als Sori von plurilokulären Sporangien. Tatsächlich wird in jeder der fraglichen Zellen nur ein Schwärmer entwickelt. Im Gegensatz dazu fand Rosenvinge bei Dermatocoelis gut ausgebildete Sori unilokulärer Sporangien.

Bei Schmitziella gestalten sich Cystokarpien und Sporangiensori, an welchen eine reduzierte Hülle erkennbar ist (Fig. 565, *3*), ähnlich wie bei den Melobesiaceen. Die fraglichen Gebilde entstehen in der Cladophora-Membran, und diese reißt später zwecks Entleerung der Sporen auf. Bei

dem Prozeß scheinen die Paraphysen eine Rolle zu spielen, welche stets in der Mitte der Sori und Cystokarpien zu beobachten sind, und welche auch stets vor den Sporen entwickelt werden.

Es kann nicht wundernehmen, wenn die Algen ihre Angriffe auch auf andere als die Membranen lebender Zellen richten. So sehen wir sie denn z. B. in die Chitinhüllen von Hydroidpolypen eindringen. Rhodochorton membranaceum färbt die Stöcke von Sertularia oft rosenrot, wie das zuerst Magnus, nach ihm mehrere andere Forscher beobachteten. Nach Kuckuck, welcher neuerdings eine gute Darstellung dieser Alge gab, durchwachsen die verzweigten Fäden derselben die Chitinhäute ebenfalls parallel zur Oberfläche, auch sie folgen offenbar vorhandenen Schichtungen unter Auflösung und Sprengung der weicheren Zonen (Fig. 565, *1*, *2*). Mit der relativen Dicke der Chitinmembranen hängt es wohl zusammen, daß die Fäden oft in mehreren Etagen über einander liegen.

Wie von Schmitziella wird auch die Membran des Wirtes von Rhodochorton an bestimmten Stellen durchbrochen, und aus solchen treten dann die mehr oder weniger stark verzweigten Sporangienträger einzeln oder in Büscheln hervor (Fig. 565, *2*).

An diese schließt sich Darbishire's Chantransia endozoica, welche die gemeinsame Wandung des Stockes von Alcyonidium gelatinosum (Bryozoon), besonders aber den jener Wandung aufsitzenden Höcker bewohnt. Die Fäden dringen auch in das Innere der von Einzeltieren bewohnten Kammern ein, doch darf man kaum auf echten Parasitismus schließen, weil nicht klar ist, ob die betreffenden Individuen nicht schon vor dem Eindringen der Alge getötet oder mindestens erheblich geschädigt waren.

Ob diese und ähnliche Algen unbedingt auf wenige Wirte angewiesen sind, ist nicht hinreichend untersucht, und ich möchte mit Bezug auf die Mehrzahl glauben, daß dem nicht so ist. Dafür spricht z. B. eine Angabe von Porter, welcher sein Streblonema fluviatile (wohl ein Phaeostroma) nicht bloß in der Membran brackiger Cladophoren, sondern auch in derjenigen von Bryozoen fand.

Algen in den Mittellamellen der Wirte.

Zu den einfachsten Endophyten gehören wohl solche, welche zwischen locker zusammenschließenden Fadenkomplexen der Wirte gedeihen. So überzieht nach Sirodot Balbiania (Chantransia) investiens zunächst die Rindenbekleidung der Hauptachsen von Batrachospermum, später aber wachsen die Fäden derselben zwischen den Quirlästen überall hindurch und kommen über deren äußeren Spitzen zum Vorschein. Ganz ähnlich lebt das von Novakowski entdeckte, von Huber neuerdings beschriebene Chaetonema irregulare. Auch seine Fäden wachsen auf den zentralen Achsen von Batrachospermum und durchziehen die Masse der Quirläste (Fig. 566, *2*). Die Alge kommt aber auch im Schleim der Coleochaete pulvinata und der Chaetophoren vor. Ihr reiht sich das durch Pringsheim seit langem bekannte Bolbocoleon, ebenso Aerochaete repens Pringsh. an. Diese beiden Pflänzchen kriechen mit ihren verzweigten Fäden zwischen den Assimilatoren (Paraphysen) von Laminaria hin (Fig. 566, *1*) und senden kurze aufrechte Zweiglein gegen die Peripherie. In letzteren werden dann auch die Schwärmer gebildet, deren Entleerung und Beförderung an die Oberfläche ja unter solchen Umständen sehr leicht ist. Eine Anpassung an das eigenartige Gewebe der Laminarien meint man bei den erwähnten

Arten sehr deutlich zu erkennen, aber es ist mir doch nicht so ganz sicher, ob sie nur so zu leben imstande sind.

Die Balbiania hätte man auch ohne weiteres biologisch zu Gonatoblaste in Beziehung bringen und sie als eine Bewohnerin des Schleimes von

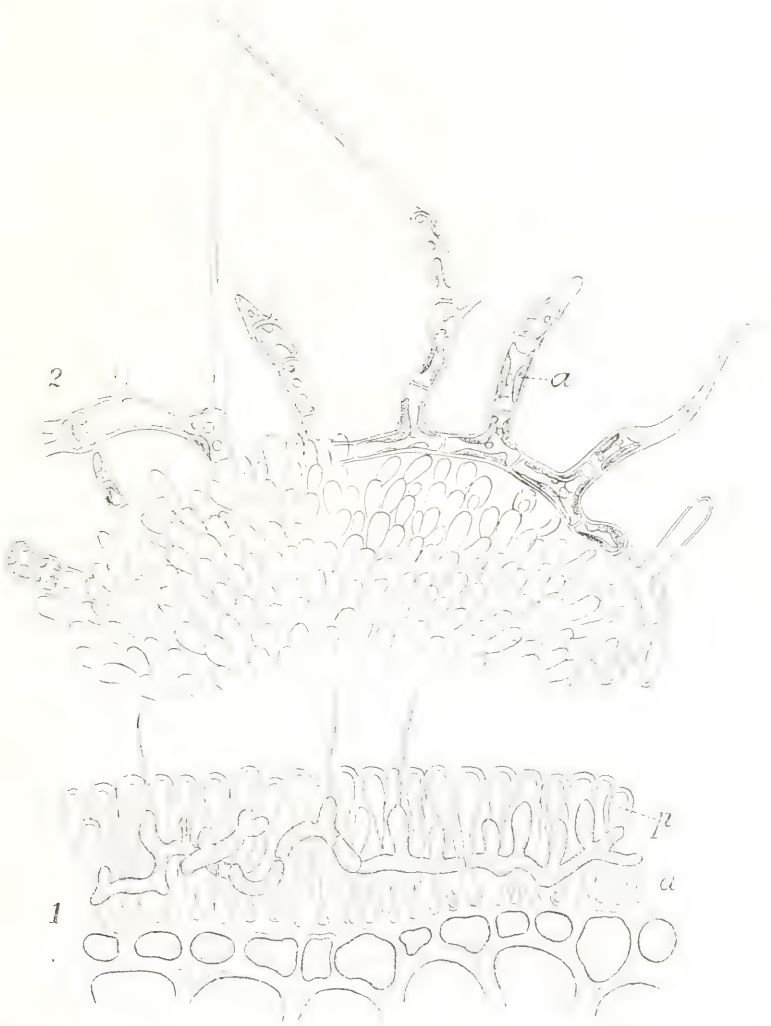


Fig. 566 n. Huber. *1 Chaetonema irregulare* auf *Batrachospermum*. *2 Acrochaete repens* zwischen den Paraphysen von *Laminaria*. *a* Endophyt, *p* Paraphysen.

Außenmembranen betrachten können, denn nur um solchen handelt es sich zweifellos bei Batrachospermum. Bolbocoleon u. a. scheinen mir aber schon mehr dem zweiten der oben erwähnten Typen anzugehören oder doch zum mindesten einen willkommenen Übergang von rein epiphytischen zu endophytischen Formen darzustellen.

Solcher Übergänge gibt es zweifellos mehrere, z. B. ist ein solcher

wohl durch Rosenvinge's Arthrochaete gegeben, die erst epiphytisch lebt, dann aber Fortsätze tief zwischen die Zellen des Wirtes entsendet.

Einen Übergang von Endoderma-ähnlichen Formen zu solchen, die das ganze Gewebe durchdringen, dürfte sodann Phaeophila Floridearum vermitteln, die von verschiedenen Autoren, zuletzt von Huber, behandelt worden ist. Die unverkennbar zu den Chaetophoreen gehörige Alge lebt wie Microsyphar, Schmitziella usw. in der Membran von Cladophoren, Chaetomorphen usw., dringt aber auch zwischen die Zellen von verschiedenen Florideen (Laurencia, Gracilaria, Chondriopsis, Melobesia usw.) ein. Das Eindringen erfolgt nach Kirchner fast genau wie bei Endoderma u. a. durch einen Keimschlauch, der eine leere Blase außerhalb der Wirtspflanze zurückläßt. Unsere Pflanze hält sich im wesentlichen in der äußersten epidermoidalen Rindenschicht, sie sendet aus dieser Haare an

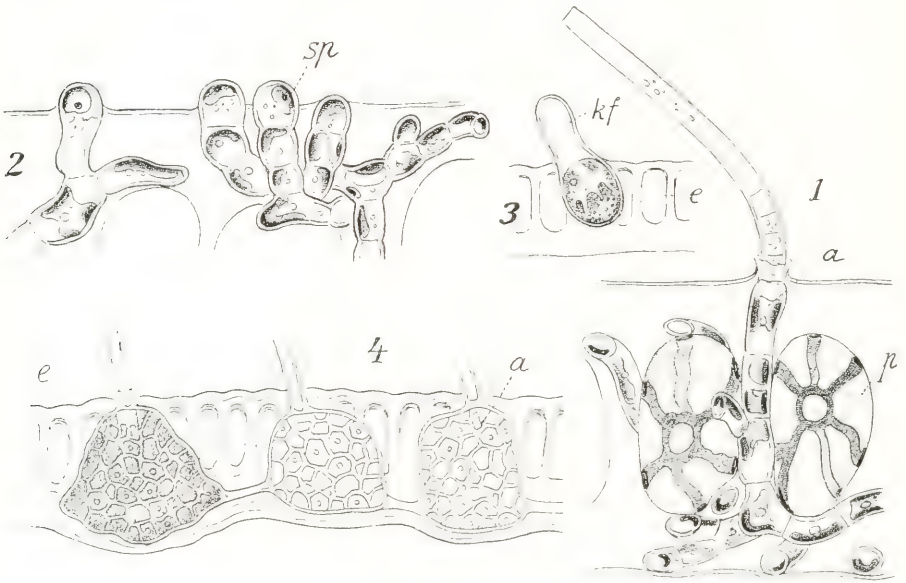


Fig. 567 n. Kuckuck u. Huber. *1 Microsyphar* (*a*) die Wirtspflanze (*Porphyra* [*p*]) durchwuchernd. *2* dies., Sporangien (*sp*) über die Oberfläche sendend. *3 Enteromorpha* (*e*) mit eindringendem Keimfaden (*kf*) von *Blastophysa*. *4* dies. (*e*) mit älterer *Blastophysa* (*a*).

die Oberfläche, und wenn sie einzelne ihrer Zellen zu Sporangien umwandelt, so werden auch aus solchen farblose Fortsätze getrieben, welche die Entleerung der Schwärmer besorgen.

Wie Phaeophila an Endoderma, so schließt sich Microsyphar Porphyrae an Micros. Polysiphoniae (Fig. 564) an; während letztere nur in den oberflächlichsten Membranschichten ihres Wirtes gedeiht, geht erstere nach Kuckuck durch die ganze Wirtspflanze hindurch (Fig. 567, *1*). In jungen Stadien freilich breitet sie sich nur auf einer Seite des Porphyra-Thallus subcuticular aus, später aber dringen Fäden quer durch den Thallus und entwickeln auf der anderen Seite desselben reich verzweigte Fadenmassen. Die Fäden suchen nach Kuckuck bei ihrem Wachstum, besonders in der Querrichtung, die weichsten, gallertreichsten Partien auf. Die Sporangien treten einzeln oder in Gruppen unter Durchbrechung der Cuticula an die

Oberfläche (Fig. 567, *2*); dasselbe erfolgt mit vereinzelten Haaren, welche über die Wirtspflanze hervorragen.

Ein Seitenstück zum Microsyphar ist in gewissem Sinne Blastophysa rhizopus Reinke, deren Vorkommen auf Enteromorpha compressa Huber abbildete, nachdem sie Reinke in Hildenbrandtia und den Sohlen von Dumontia gefunden. Die Keimfäden dringen (Fig. 567, *3*) zwischen den in einer Schicht gelegenen Zellen der Enteromorpha hindurch auf die Innenseite, hier bilden sie teils die farblosen Fäden (vgl. **1**, 179), teils die großen grünen Blasen. Letztere drängen die Zellen von Enteromorpha aus einander und entsenden die Zoosporen durch einen Fortsatz nach außen.

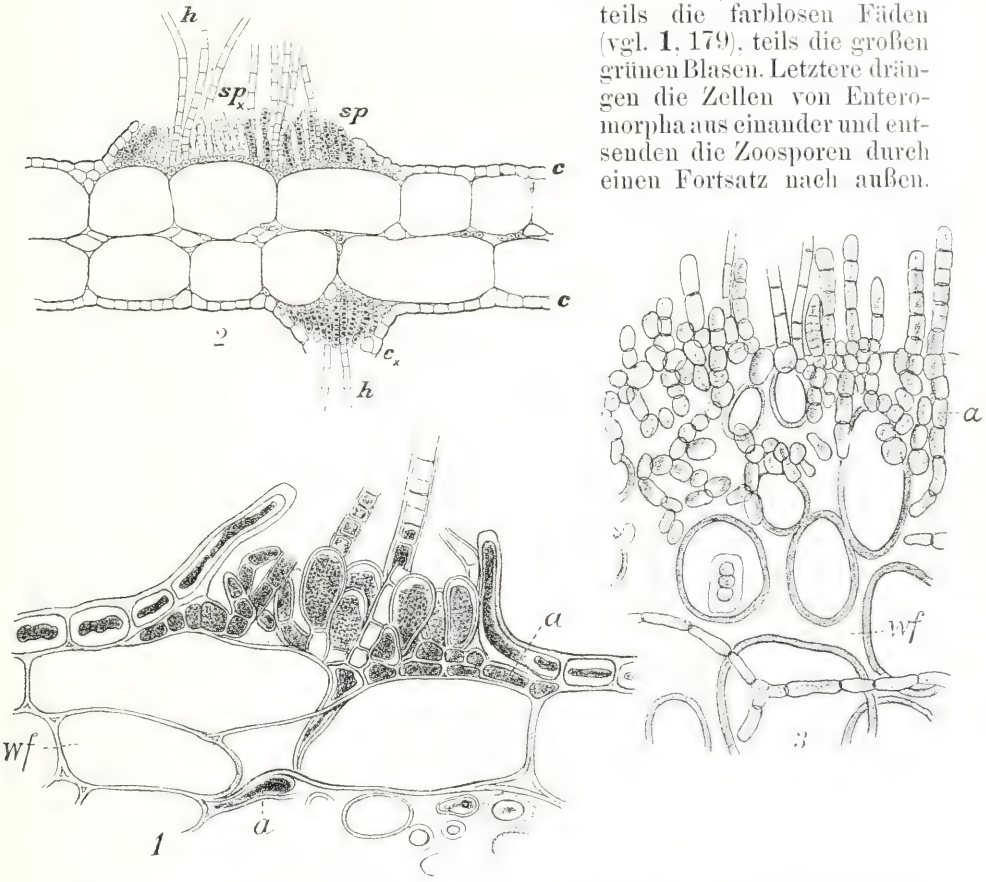


Fig. 568 n. Kuckuck, Sauvageau u. Rosenvinge. *1 Phycocelis aecidioides* mit unilokulären Sporangien. *2* dies., mit plurilokulären Sporangien. *3 Ectocarpus parasiticus*. *a* endophyt. Alge, *wf* Wirtspflanze, *h* Haare, *sp* Sporangien, *c* Oberhaut.

Microsyphar führt aber auch hinüber zu Phycocelis (Ectocarpus) aecidioides (Rosenv.) Kuckuck, einer Form, die zuerst Rosenvinge beobachtete: ihr schließt sich mein Phycocelis (Ectocarpus) fungiformis an. Die erstgenannte Art lebt im Laube der Laminarien und sendet ihre Fäden durch die interzellulare Gallerte nach allen Richtungen hin. Unter der äußersten, epidermisähnlichen Rindenschicht bilden sich an gewissen Stellen reichliche Verzweigungen der Fäden, und später entstehen an diesen uni- oder plurilokuläre Sporangien, welche die Außenrinde abheben und dann durchbrechen, zerreißen usw. (Fig. 568, *1*, *2*). Da letztere aber seitlich neben den

Sporangiensori erhalten bleibt, entsteht tatsächlich ein Bild, das sehr erheblich an Puccinien erinnert.

Solchen Phycocelis-Arten ähnelt dann Sauvageau's Ectocarpus solitarius, und an Microsyphar Porphyrae erinnert desselben Autors Ectocarpus parasiticus (Fig. 568, *3*), welcher im Gallertgewebe von Cystoclonium, Gracilaria u. a. gefunden wurde. Die Algenfäden durchwachsen langgestreckt und mäßig verzweigt die zentralen Teile des Wirtes, dessen Zellen durch Gallerte relativ weit von einander getrennt sind; später dringen sie gegen die Peripherie vor, die Verzweigungen werden reichlicher und dichter; endlich brechen zahlreiche Astenden aus der Oberfläche hervor (Fig. 568, *3*) und wandeln sich teils zu Haaren, teils zu Sporangien (plurilokulären) um.

Wenn bei Phycocelis die Sporangien in Gruppen, bei Microsyphar, Ectocarpus usw. aber einzeln aus der Wirtspflanze hervorbrechen, wenn Phaeophila seine Schwärmer durch farblose Fortsätze entleert, so sind das ja wohl Vorgänge, welche in erster Linie durch die Eigenart des Endophyten bedingt sind; indes dürfte auch hier schon der Wirt einen gewissen

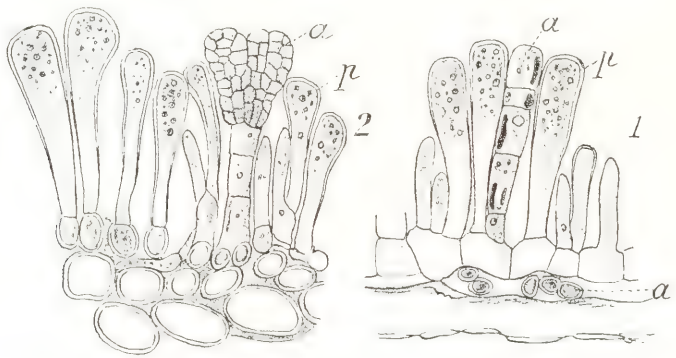


Fig. 569. *Phaeostroma aequale* in *Laminaria* n. Oltmanns. *1* jüngere, *2* ältere Stufe. *p* Paraphysen der *Laminaria*, *a* Algenfäden resp. Sporangien.

Einfluß ausüben, und in anderen Fällen ist es ganz evident, daß sich der Endophyt bei der Sporangienbildung der Eigenart der von ihm bewohnten Pflanze angepaßt hat. Ich beschrieb vor einiger Zeit ein Phaeostroma (Streblonema) aequale auf Chorda Filum, das auch Kuckuck später wieder beobachtet hat. Die Fäden dieser Braunalge durchziehen das feste Gewebe der Chorda (Fig. 569, *1*), die Sporangien aber stehen zwischen den keuligen Assimilatoren (Paraphysen), sie erreichen dieselbe Höhe wie diese (Fig. 569, *2*) und sehen eigenen Organen der Chorda dermaßen ähnlich, daß Buffham sie für die plurilokulären Sporangien dieses Tanges gehalten hat, wie Kuckuck unzweifelhaft dartat.

Die Fruchtkörper endophytischer Algen brauchen aber durchaus nicht immer so winzig zu bleiben, wie bei den bislang erwähnten Arten. Schon Thuret wies darauf hin, daß die Elachistea-Arten sich auf Cystosiren, Himanthalien usw. verankern, und Barton zeigte, daß die großen Knollen von Soranthera im Gewebe von Rhodomela Larix durch kriechende Fäden festgelegt werden. Ähnliches berichtet Rathbone für Myriactis. Sauvageau und Kuckuck haben dann für Elachistea und Cylindrocarpus nachgewiesen, daß die Fäden dieser Alge sich zunächst in dem Gewebe des

Wirtes verbreiten wie Ectocarpus parasiticus u. a. Wie dieser dringen sie auch an die Oberfläche vor und bilden nur ganz kleine Räschen von kurzen Fäden, welche alsbald Sporangien tragen. In diesem Stadium möchte man sie für gewöhnliche Ectocarpen halten, und das ist auch geschehen, Cylindrocarpus figuriert in der Literatur zum Teil als Ectocarpus investiens.

Aus der »Ectocarpus-Form« entwickeln sich erst später sukzessive die Polster der Elachistea, die Kugeln des Cylindrocarpus usw. Die erwähnten Formen vermitteln insofern einen Übergang zu den Parasiten, als Soranthera einzelne Zellen des Wirtes zerstört.

Der Algen, welche in ähnlicher Weise wie die vorhin geschilderten die Gallerte größerer Tange durchwachsen, gibt es offenbar eine große Zahl. Wer einmal die derben Gewebe von Furcellaria, Gracilaria, Laurencia u. a., von Fucus, Laminaria usw. geschnitten oder das Laub von Delesserien, Nitophyllen, Porphyren usw. betrachtet hat, wird grüne, rote und braune Algenfäden kaum vermißt haben. Schon Kny hat auf solche Vorkommnisse hingewiesen und auch sonst sind in der Literatur mancherlei diesbezügliche Notizen vorhanden; doch scheint es mir nicht erforderlich, sie alle zu erwähnen, die meisten sind in den oben zitierten Arbeiten besprochen; ich verweise nur auf die Zusammenstellung von Möbius.

Wir erwähnten bislang nur Endophyten in Algen; es gibt aber deren auch in phanerogamen Wasserpflanzen. So dringt z. B. Stigeoclonium tenue nach Huber zwischen die Zellen von Lemna ein und füllt auch abgestorbene Wurzelzellen aus, ähnlich lebt Franke's Endoclonium polymorphum (vgl. **1**, 230) und andere Endoclonium-Arten, die, wie Huber hervorhebt, wohl noch erneuter Untersuchung bedürfen.

Die bekanntesten Phanerogamen-Endophyten sind sodann Chlorochytrium und Endosphaera, deren Lebenslauf bereits in **1**, 173 besprochen wurde. Hier brauche ich nur daran zu erinnern, daß die Keimlinge von Chlorochytrium Lemnae unter Spaltung der Zellwände des Wirtes zwischen die inneren Zellen vordringen (Fig. 570) und sich hier vergrößern. Dabei lassen sie, genau wie die Endodermen usw., eine leere Blase auf der Außenseite der befallenen Pflanzen zurück.

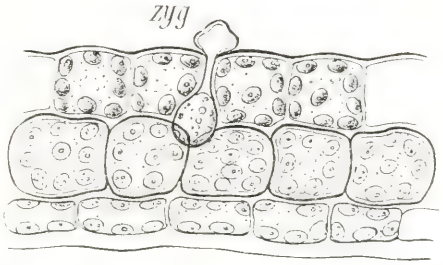


Fig. 570 n. Klebs. *Eremosphaera*. Zygote, in das Laub von *Potamogeton* eindringend.

Die Gattung Chlorochytrium ist in ihrer Lebensweise recht mannigfaltig. Einige Spezies leben in Tangen, z. B. Chl. inclusum nach Kjellman in Sarcophyllis, nach Freeman auch in Constantinea. Andere Arten dagegen finden sich in den Interzellularräumen von Pflanzen wie Peplis Portula, Mentha aquatica usw., welche auf feuchtem Boden leben. Darüber haben verschiedene Autoren berichtet, die bei Freeman aufgezählt sind. Dem Chlorochytrium ähnlich lebt auch Codiolum (**1**, 174). Alle solche Formen aber dürften den Übergang zu Phyllobium vermitteln, das wir weiter unten behandeln.

Perforierende Algen.

Ein seltsames Plätzchen hat sich nach Huber, dessen Angaben Porter bestätigen konnte, das Endoderma perforans ausgesucht. Die Alge findet

sich im Mittelmeer, wie in der Ostsee in stagnierendem brackischen Wasser und siedelt sich in abgestorbenen Blättern von Zostera und von Potamogeton pectinatus an, die ja so häufig durch Strömungen an stille Plätze geführt werden.

Die Fäden der Alge durchwachsen, von einem Punkt ausstrahlend, die Wände der Epidermiszellen (Fig. 571, *1*), dringen auch durch die Wände des abgestorbenen Mesophylls vor und kommen event. in der entgegengesetzten Epidermis wieder zum Vorschein. Im toten Mesophyll haben die Zellreihen annähernd gleichmäßigen Durchmesser, in den Epidermiszellen

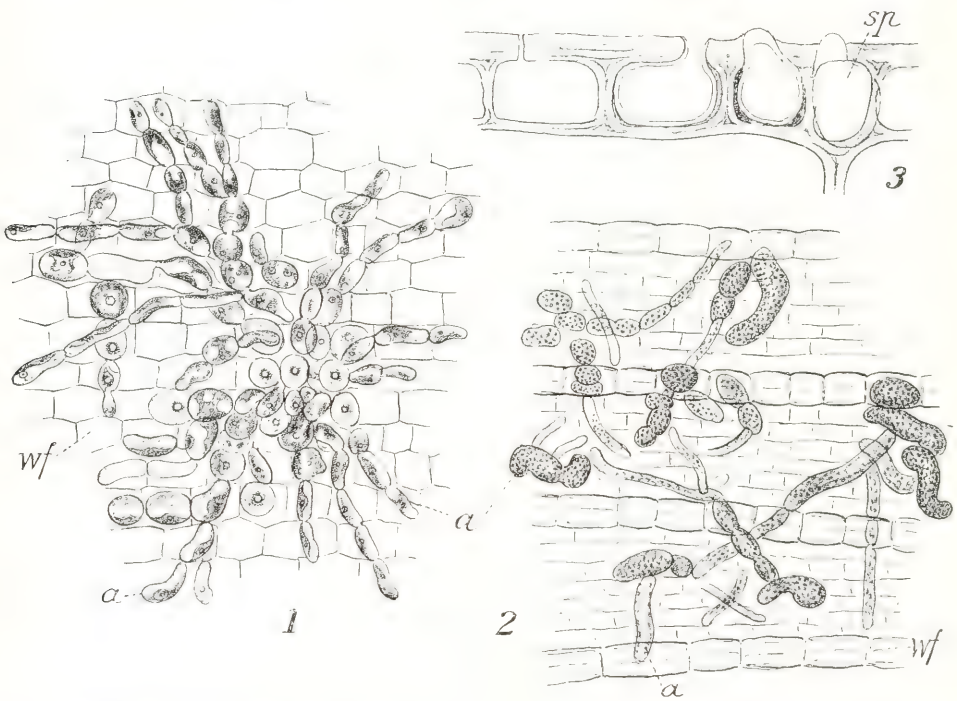


Fig. 571 n. Huber. *1 Endoderma perforans* (*a*) in toten Epidermiszellen von *Zostera* (*wf*). *2 Chaetosiphon* (*a*), Zellen und Interzellularen von *Zostera* (*wf*) durchwachsend. *3 Endoderma*. Sporangien (*sp*) in der Oberhaut von *Zostera*.

aber erscheinen sie rosenkranzförmig, weil die Zellen sich stark verschmälern, wenn sie eine Zellwand passieren, aber wieder aufschwellen, wenn sie das Lumen der Zelle erreicht haben. Der Durchbruch von einer Zelle zur anderen dürfte vielfach unter Benutzung der Tüpfelkanäle erfolgen. Ob das aber notwendig ist, bezweifle ich. Im allgemeinen beherbergt jede Epidermiszelle ein Glied des Endophyten, doch sind natürlich Abweichungen vorhanden. Für die Mesophyllzellen gilt diese Regel nicht.

Die Sporangien entstehen in den Epidermiszellen, die Schwärmer werden durch einen halsartigen Fortsatz frei, welcher durch die Außenwand der Wirtszelle getrieben wird (Fig. 571, *3*).

In den gleichen Blättern kommt nach Huber auch Chaetosiphon vor und lebt in der gleichen Weise. Wie aus der Fig. 571, *2* ersichtlich ist, kehren auch hier die Einschnürungen beim Durchtritt durch die Membranen wieder.

Der reich verzweigte Thallus ist aber hier ein einheitlicher Schlauch ohne Querwände, welcher zahlreiche große Zellkerne und viele scheibenförmige Chromatophoren mit je einem Pyrenoid führt — ganz wie Bryopsis oder Derbesia. Einige der äußersten Zweigspitzen treten als Haare über die Oberfläche (Fig. 572, *1*). Zoosporen mit zwei Wimpern entstehen in nach auswärts gerichteten Schlauchenden, welche zuvor durch eine Querwand abgetrennt wurden (Fig. 572, *2*).

In Ermangelung von etwas Besserem kann man Chaetosiphon zu den Siphoneen zählen. Nähere Anknüpfungspunkte hat sie unter diesen aber ebensowenig wie Derbesia.

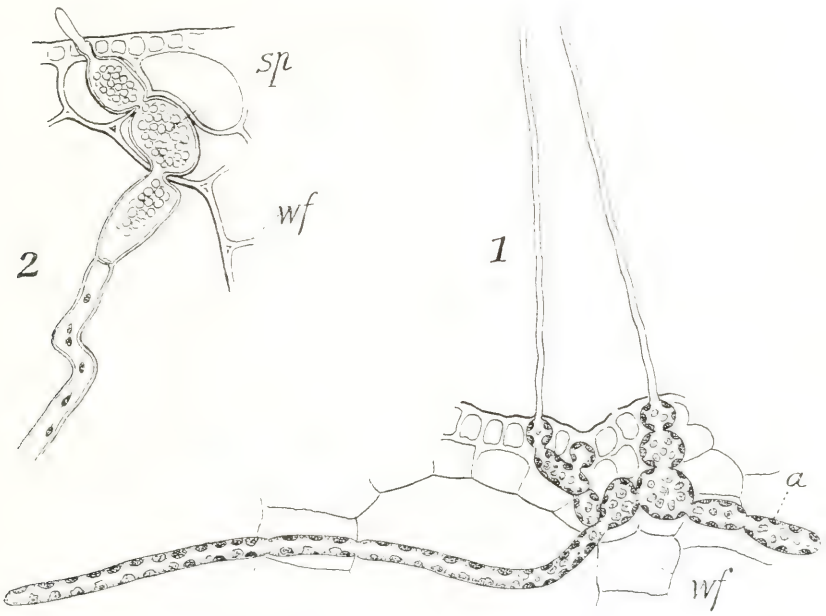


Fig. 572. *Chaetosiphon* n. Huber. *1* Fäden (*a*) im Gewebe des Wirtes (*wf*). *2* Sporangien (*sp*). Wirtspflanze (*wf*).

Die für Endoderma perforans gegebene Beschreibung paßt nun auch in mehr als einer Beziehung für die Algen, welche in den Schalen der Mollusken leben. Nach mancherlei Andeutungen in der älteren Literatur haben Bornet und Flahault zuerst eine exakte Beschreibung solcher Formen geliefert, und zwar studierten sie besonders Gomontia polyrrhiza (von Lagerheim zuerst beschrieben). Die Alge lebt in den leeren Schalen verschiedener Weichtiere, welche sich ja so häufig am Meeresboden finden, dürfte aber auch in anstehendes Kalkgestein eindringen, nur ist sie hier schwerer zu finden. Sie bildet grünliche Flecken, welche nicht durch einfaches Abputzen zu beseitigen sind, wie das mit mancherlei anderen Algenkrusten der Fall ist.

Bei genauerer Untersuchung findet sich unmittelbar unter der Oberfläche der Schalen ein Lager reich verzweigter Fäden (Fig. 573, *1*, von diesen dringen zahlreiche Äste tiefer in die Schalenmasse ein, und eine Anzahl derselben wächst vollends bis zur entgegengesetzten Schalenfläche

durch, um sich dicht unter derselben wieder zu einem reich verzweigten Lager auszugestalten. Der Kalk wird dabei natürlich aufgelöst, und wenn viele Fäden sich dicht berühren, entstehen anfangs kleinere, später größere Höhlungen; damit wird natürlich das Nötige zur vollständigen Zerstörung solcher Schalen beigetragen.

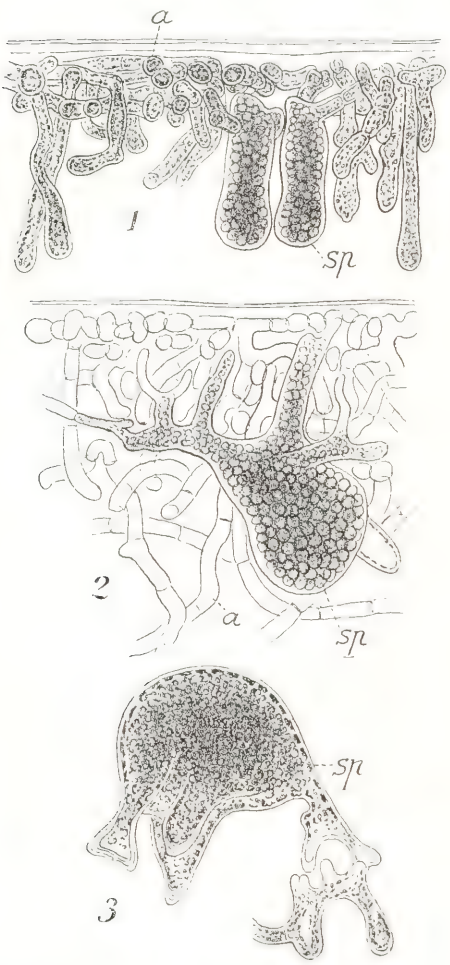


Fig. 573. *Gomontia polyrrhiza* n. Bornet u. Flahault. *1*, *2* Algenfäden (*a*) und Sporangien (*sp*) unter der Schalenoberfläche. *3* einzelnes Sporangium (*sp*).

Die Fortpflanzung der Gomontia geschieht aus Sporangien, welche einseitige Ausstülpungen eines Fadens gegen die Schalenmitte hin darstellen. Anfangs noch einigermaßen regelmäßig zylindrisch werden die Sporangien später zu fast abenteuerlichen Gebilden (Fig. 573, *2*), welche Rhizoiden aussenden und durch Fortsätze (Fig. 573, *3*) mit verdickten Wänden wie durch Füße getragen werden. Die in den Behältern gebildeten Zoosporen, deren Entleerungsweise noch unbekannt ist, sind von verschiedener Größe (Makro- und Mikrozoosporen), sie besitzen zwei Cilien und keimen event. direkt zu Fäden aus, welche wieder in Schalen eindringen. Neben solchen Fortpflanzungsorganen werden in ähnlichen Behältern Aplanosporen gebildet. Diese liefern bei der Keimung auf der Oberfläche der Schalen Zellen von Form der Sporangien, jedoch etwas kleiner, und aus diesen können entweder Schläuche hervorgehen, welche in die Schalen eindringen; oder es können in ihnen von neuem Aplanosporen entstehen. Bornet und Flahault beschreiben das genauer. Diese Autoren, wie auch Wille, ziehen die Alge zu den Cladophoreen. Allein nach Nadson hat jede Zelle nur einen Kern, und so darf man unsere Alge getrost mit ihm zu den »vielseitigen« Chaetophoreen rechnen.

An Gomontia polyrrhiza schließen sich andere von Chodat neu gefundene Arten derselben Gattung, sowie ältere Formen an, welche zum Teil unter dem Namen Siphonocladus gingen. Ferner gehört hierher Chodat's Gongrosira codiolifera, die im Süßwasser unter Korrosion von Kalkgestein gedeiht, und endlich Ostreobium Queketii Born. und Flahault, das nach Nadson mit Conchocoelis identisch ist. Die Alge bildet in den äußeren Schichten des Substrates anastomosierende Netze. Sie ist wohl mit Chaetosiphon und Phyllosiphon verwandt, denn die Schläuche sind vielkernig.

Solche und ähnliche Algen leben meistens in Kreidefelsen ebenso gut, wie in Molluskenschalen oder in Krusten von Lithophyllum usw. Nach Nadson besorgen sie das Einbohren resp. das Lösen der Kalke durch Ausscheidung von oxalsaurem Kali. Dieses soll sich mit den Kalksalzen umsetzen (vgl. dazu Lind's Beobachtungen an Pilzen).

Manche andere Einzelheiten können füglich übergangen werden. Biologisch reihen sich Chantransia-Fäden an, welche Huber und Jadin in verlassenen Gehäusen von Helix nachwiesen, sowie nicht wenige Cyanophyceen, über welche die verschiedenen bereits genannten Autoren mehr oder weniger ausführlich berichten, die aber in ihrer Lebensweise ebensowenig etwas Neues bieten, wie einige Pilze (Ostracoblabe) mit dem gleichen Lebenswandel. Von letzterem freilich meldet Chodat, daß er mit den Algen eine Symbiose eingehe, gleichsam eine Flechte in statu nascendi repräsentiere.

Von größerem Interesse ist die von Chodat beschriebene Foreliella perforans, denn sie findet sich in den Schalen lebender Anodonta im Genfer See. Es sei daran erinnert, daß diese Schalen außen eine Cuticularschicht von mäßiger Dicke führen, auf diese folgt eine Säulchenschicht (*s-sch*, Fig. 574), und letztere wird nach innen abgelöst durch eine Blätterschicht (*bl- sch.*) von erheblicher Dicke. Die Schale enthält bekanntlich neben Kalk Chitinmassen.

Das alles wird nun von der Alge durchsetzt. In der Cuticularschicht (Fig. 574, *1*) besteht diese aus reich verzweigten, kurzgliederigen Fäden mit häufig verschleimter Membran, diese setzen sich in mehr gestreckter Form in die Säulenschicht fort, verzweigen sich hier und durchwachsen dieselbe teils parallel, teils schief zu den Säulchen (Fig. 574, *1*). In der Blätterschicht, welche senkrecht zur Schichtung durchdrungen wird,

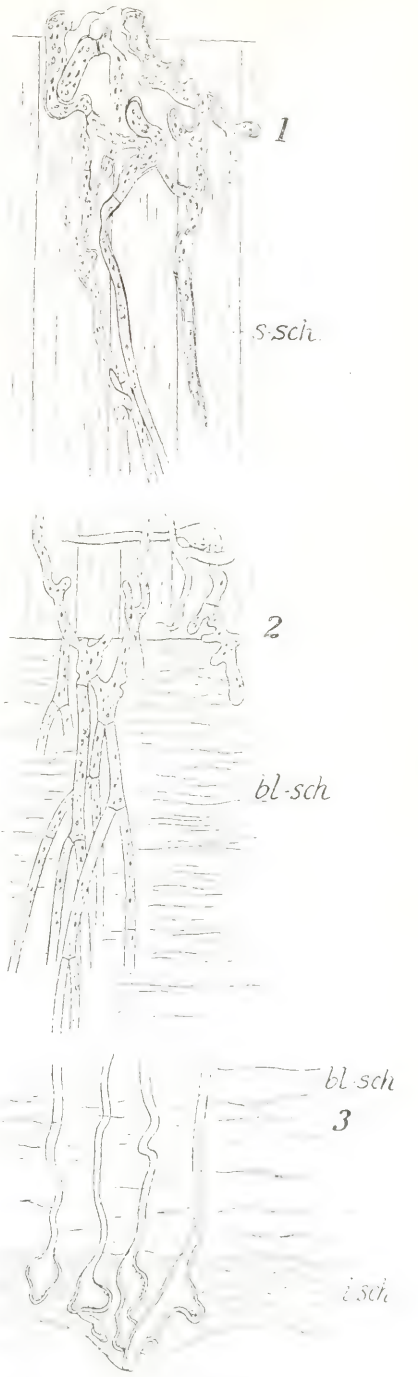


Fig. 574 n. Chodat. *Foreliella perforans*, die Schalen der *Anodonta* durchwachsend. *s-sch* Säulenschicht, *bl-sch* Blätterschicht. *i-sch* Innenschicht.

erscheinen die Fäden recht dünn (Fig. 574, *2*, *3*), nur an den Enden, welche mit der inneren Cuticularschicht in Berührung kommen, findet eine Erweiterung, verbunden mit Membranverdickung usw., statt (Fig. 574, *3*). In der Innencuticula können noch Zweige auftreten, welche parallel zu dieser sich ausbreiten.

Zwecks Fortpflanzung werden Endzellen der kurzen Zweige in der äußeren Cuticula zu Sporangien.

Über das Eindringen der Keimlinge in die Schalen ist nichts bekannt, doch macht Chodat darauf aufmerksam, daß die Muschel sich halb in den Boden des Sees eingesenkt findet, und daß die Foreliella sich mit Vorliebe an der Grenze des freien und bedeckten Teils der Schalen ansiedelt. Er schließt daraus auf eine Infektion aus dem Boden. Das muß wohl noch geprüft werden.

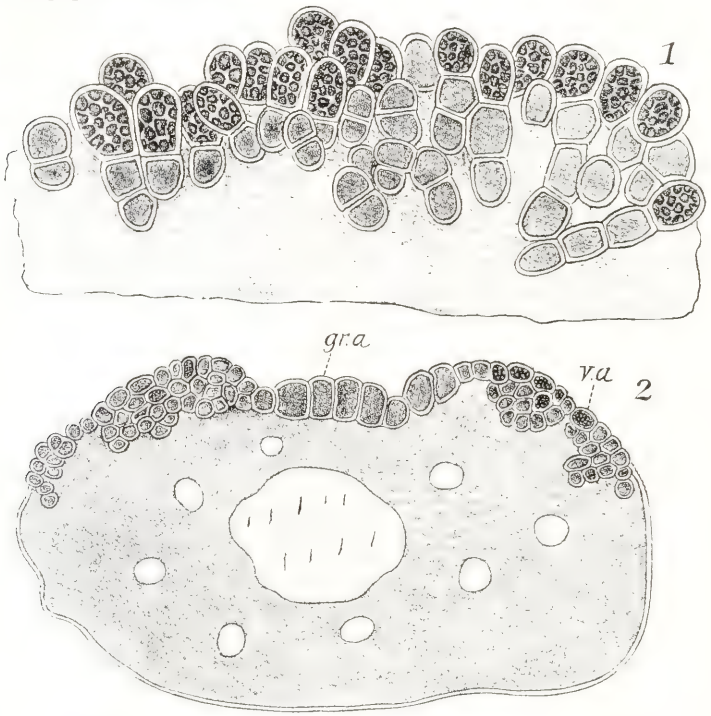


Fig. 575. Haare von *Bradypus* im Querschnitt n. Weber van Bosse. *1* mit der violetten Alge allein. *2* grüne (*gr.a*) und violette Alge (*v.a*) zusammen.

Unsere Alge, die man in Ermangelung von etwas Besserem mit Gomontia zusammenstellen mag, ähnelt einem Parasiten weit mehr als Gomontia, trotzdem glaube ich, daß sie verhältnismäßig harmlos ist und höchstens zu den Wohnparasiten gezählt werden darf.

Als solche müssen auch wohl die Algen angesprochen werden, welche die Haare von Faultieren bewohnen. Welcker und Kühn beobachteten sie zuerst, Weber van Bosse beschrieb sie genauer.

Die Haare von Bradypus erscheinen häufig auf ihrer dem Licht zugekehrten Seite grünlich. Die Färbung rührt von einer grünen Alge, Trichophilus, und von einer violetten, Cyanoderma, her. Trichophilus wächst nur in den oberflächlichen Schichten der Haare (Fig. 575, *2 gr. a.*)

und steht sowohl vermöge dieser Lebensweise als auch vermöge ihrer Fortpflanzung dem Endoderma sehr nahe. Cyanoderma (Fig. 575, *2*, *c. a.*) dringt tiefer ein, bietet aber in ihrer Wachstumsweise nichts besonderes gegenüber Foreliella usw. Die Fortpflanzung erfolgt durch »Coccogonidien«, welche in besonderen Behältern (Fig. 575, *1*) gebildet werden, man darf aber das Pflänzchen deshalb kaum zu den Cyanophyceen rechnen; denn Hieronymus giebt an, daß die Zellen der Fäden einen Kern und Chromatophoren besitzen. Sonach könnte man jene Coccogonidien auch als Aplanosporen ansehen und die Pflanze den grünen Algen zuzählen. Aber viel gewonnen ist damit auch nicht.

An die erwähnten werden sich noch mancherlei andere Formen anreihen, die wir hier mangels genügender Untersuchung übergehen. Nur auf Lagerheim's Angaben über einen schneckenbewohnenden Trichophilus sei deshalb noch hingewiesen, weil der Autor mancherlei Literatur behandelt; und außerdem sei daran erinnert, daß auf Süßwasserschlangen (Magnus und Wille), auf Schildkröten (Peter, Potter), sowie auf Schnecken verschiedener Art (Eichler) Algen angegeben werden, die immerhin in die harten Schalen und Panzer eindringen, aber trotzdem wohl nicht als spezifische Parasiten müssen angesprochen werden.

Parasiten.

Manche Algen begnügen sich nicht mit einem relativ harmlosen Durchwachsen der Gallerte ihres Wirtes, wie es die Endophyten tun, sie bedingen auch Abtötung von Zellen in verschiedenem Umfange und müssen dann als Parasiten betrachtet werden.

In mäßigen Grenzen hält sich die Sache noch bei der Ulvella fucicola Rosenvinge's, die auch ich später auffand. Die jungen Scheiben dieser Grünalge leben lange rein epiphytisch, im Alter aber entsenden sie Fortsätze in das Fucus-Gewebe, drängen die peripheren Zellen desselben auseinander, töten sie und schließen sie ein (Fig. 576, *1*). Ähnlich lebt Kuckuck's Rhododermis. Etwas ärger treibt es schon die von mir entdeckte Acrochaete *Acrochaete.*
parasitica, deren Fäden in den äußersten Zellschichten von Fucus leben. Sie drängen zunächst die Zellen auseinander, töten aber dann fast alle, welche mit ihnen in Berührung stehen (Fig. 576, *4*). Solchermaßen zugrunde gerichtete Elemente können dann auch von Zweiglein und Fortsätzen der Alge durchwachsen werden (Fig. 576, *2*, *3*). Ob die Abtötung durch den ausgeübten Druck allein erklärt werden kann, ist mir zweifelhaft, Gift- und Enzymwirkungen müssen doch auch wohl eine Rolle spielen, letztere besonders da, wo es sich um die Durchbohrung toter Zellen handelt.

Eine Zerdrückung und Abtötung der Zellen des Wirtes besorgt auch in weitem Umfange Sphacelaria pulvinata Hook. und Harv. nach Reinke. *Sphacelarien.*
Die kriechenden Fäden dieser Alge verdrängen an den befallenen Stellen einen großen Teil des Gewebes von Carpophyllum, Cystophora u. a., die Reste schließen sie als braune Massen ein.

Große Störungen im Gewebe von Laminaria Cloustoni und Saccorrhiza bulbosa ruft zweifellos die Sphacelaria caespitula Lyngb. hervor. Reinke beschreibt (Fig. 577, *2*), wie derbe parenchymatische Massen unregelmäßig in die Wirtspflanze eindringen und die Zellen auseinander zwängen, vermutlich auch partiell zerstören.

Über die Oberfläche der befallenen Pflanze treten fast nur die Langtriebe mit den Sporangien hervor.

Manche andere Sphacelarien verhalten sich offenbar ähnlich. Nach

Reinke ist ihr Gewebe in demjenigen der Wirtspflanze leicht an der Schwarzfärbung zu erkennen, welche ja alle Sphacelarien durch Eau de Javelle erfahren (**1**, 407). Sauvageau freilich gibt an, daß die sich schwärzende Sphacelaria-Substanz von den Parasiten auch in die befallenen

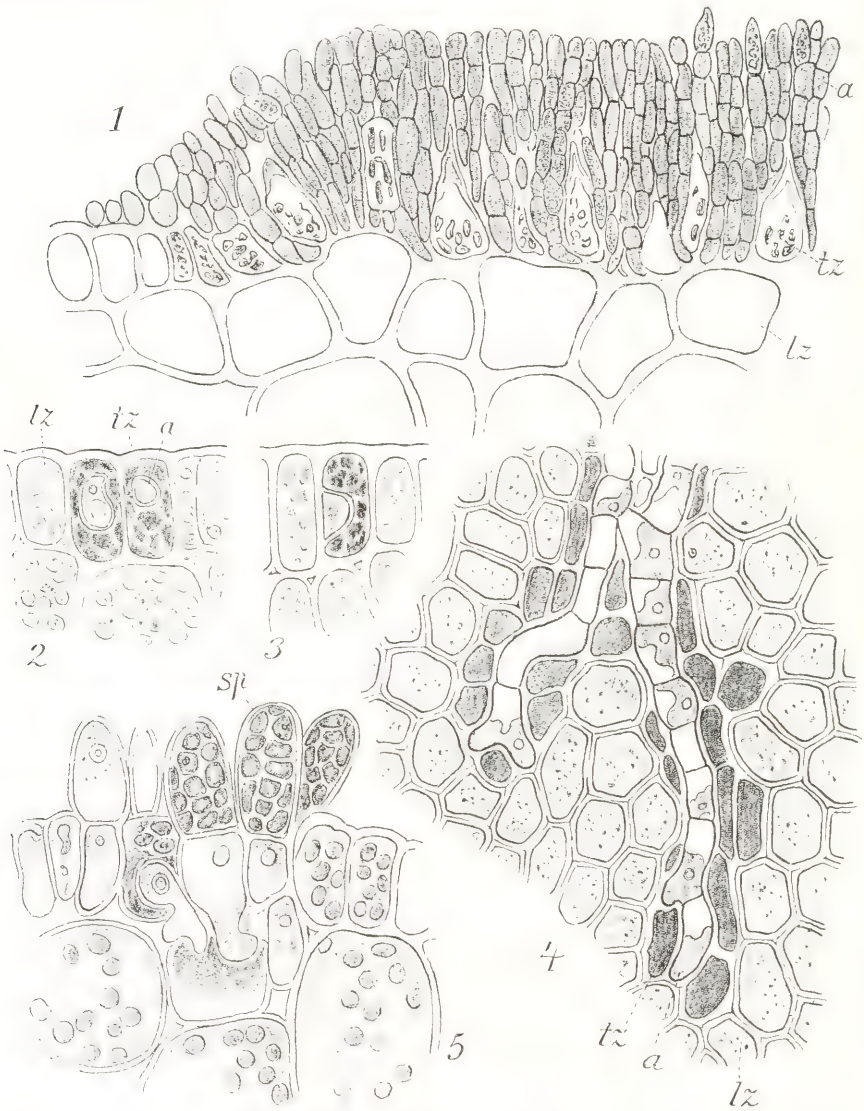


Fig. 576 n. Oltmanns. *1 Ulvella fucicola* Rosenv. *2—5 Acrochaete parasitica.* *2*, *3* Algenfäden (*a*) im Gewebe (Querschnitt). *4* dies., von der Fläche des Thallus aus gesehen. *5* dies., Sporangien (*sp*) bildend. *lz* lebende, *tz* tote Zellen, *a* Algenfäden.

Sprosse, z. B. von Cystosira, eindringe. Hier ist sie in der Mittellamelle der fraglichen Zellen nachweisbar.

Die erwähnten Sphacelarien leiten bequem hinüber zu den bekannten Chroolepideen.

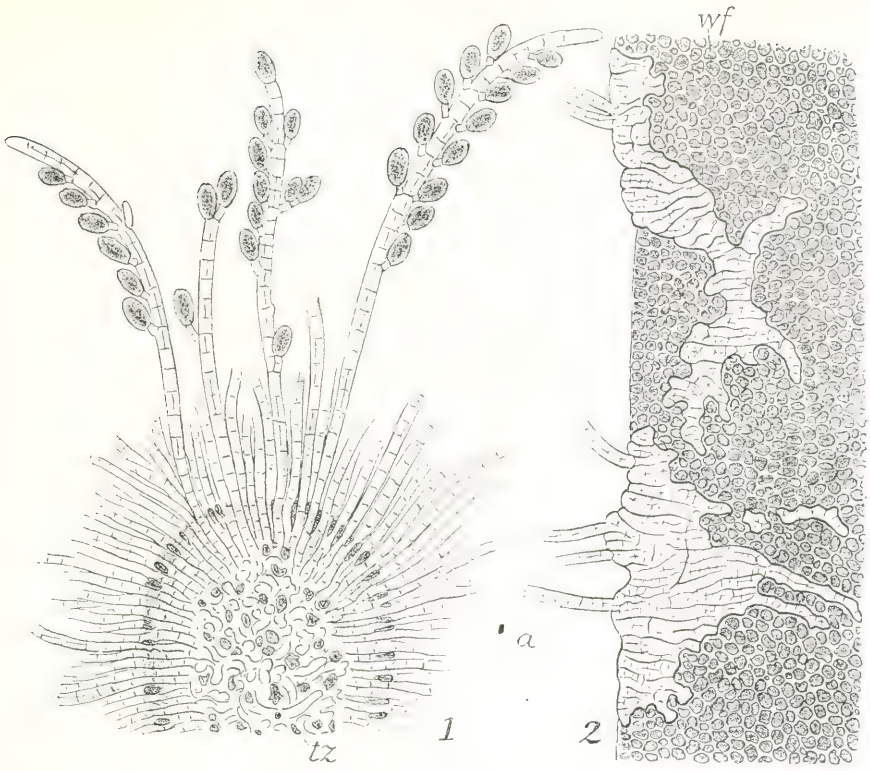


Fig. 577 n. Reinke. *1 Sphacelaria pulvinata. 2 Sph. caespitula. a* Parasit, *wf* Wirtspflanze, *tz* tote Zellen.

Die Schwärmer von Cephaleuros parasiticus gelangen nach Karsten durch Regen in die Atemhöhle jüngerer oder älterer Blätter von Calathea, Pandanus usw.; Vertiefungen, Skulpturen und ähnliches an den Spaltöffnungen selber erleichtern das Eindringen. Die Schwärmer wachsen zu Fäden aus, welche die Epidermis abheben und auch in die Zellen derselben einwachsen. Die so entstehende Scheibe wird mehrschichtig und entsendet Fortsätze, welche das ganze Blatt

Chroolepideen.

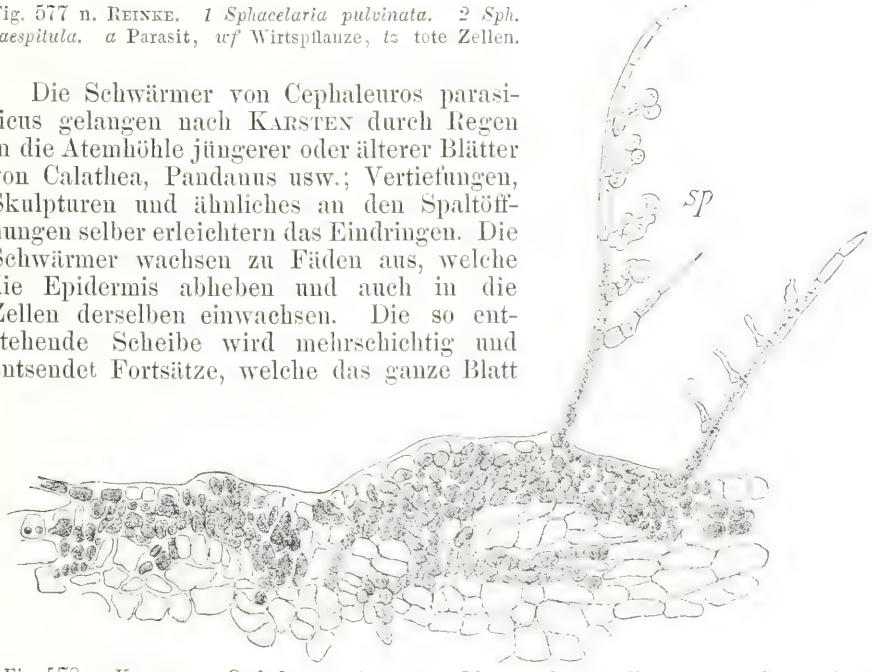


Fig. 578 n. Karsten. *Cephaleuros minimus* im Blattgewebe von *Zizyphus*. *sp* Sporangien.

durchsetzen (Fig. 578). Die Alge ist nach außen hin noch von der Cuticula des Wirtes bedeckt, diese aber wird durchbrochen, wenn Haar- resp. Fadenbüschel hervortreten, welche die Sporangien tragen. Von der Alge muß ein »Giftstoff« ausgehen; die sie begrenzenden Blattzellen werden schwarz und sterben ab.

Cephaleuros Mycoidea verhält sich wie manche andere Arten der Gattung der vorigen Art ähnlich. Am weitesten im Parasitismus vorgeschritten dürfte Went's Cephaleuros Coffeae sein, welcher Coffea liberica, aber nicht Coffea arabica befällt. Die Alge bildet unter der Cuticula, ev. auch zwischen und unter den Epidermiszellen unregelmäßig verflochtene Fäden, welche zu einer Art Lager zusammenschließen. Sie durchwachsen das ganze Blatt, besonders auch das Schwammparenchym. Schließlich brechen auf Ober- und Unterseite — hier aus den Spaltöffnungen — Fäden heraus, welche Sporangien tragen. Die Alge wirkt auf das Blattgewebe ebenso wie viele Pilze auf ihren Wirt: dasselbe bildet nämlich ein kompaktes Abschlußgewebe gegen das Vordringen der Cephaleuros-Fäden aus.

Wie unter den Sphacelariaceen und Chroolepideen sich einzelne Gattungen resp. Arten aufs Schmarotzen verlegt und auf Grund solcher Lebensweise spezifische Formen angenommen haben, so haben sich unter den Protococcoideen die Phyllobiaceen eigenartig entwickelt. In dieser Familie bilden Phyllobium, Scotinosphaera und Rhodochytrium eine Reihe. Während bei der erstgenannten Gattung eigentlich nur von einem Endophytismus gesprochen werden kann, den wir ebensogut schon früher hätten behandeln können, liefert uns Rhodochytrium eins der wenigen Beispiele von Algen, welche auf Grund ihres Parasitismus farblos geworden sind. Klebs und v. Lagerheim haben die Dinge studiert.

Phyllobien.

Allen Gattungen gemeinsam sind große, derbwandige Zellen, welche meist ausdauern und zu gegebener Zeit Gameten oder Zoosporen bilden. Die großen Zellen entstehen bei Phyllobium und Rhodochytrium meistens an mycelartigen Schläuchen, bei Scotinosphaera ohne solche.

Die typische Art, Phyllobium dimorphum, findet sich besonders auf Lysimachia nummularia, und zwar meistens in toten Blättern, seltener in lebenden. Es liegen in den Gefäßbündeln, diese oft aus einander drängend, große, mit derber Wand umgebene Dauerzellen (*g* Fig. 579, *1*), die wir gleich Gametangien nennen wollen. Sie finden sich vom Oktober an bis zum Mai—Juni. Um diese Zeit pflegen die Standorte (z. B. am Rhein) überflutet zu werden und alsdann beginnt die Bildung von Gameten, welche auch in der Kultur leicht durch Übergießen der Blätter mit reichlichem Wasser zu erzielen ist.

In den großen Dauerzellen findet sich reichlich Hämatochrom, welches bei der Schwärmerbildung in der Mutterzelle zurückbleibt. Die Gameten — mit einem Chromatophor und zwei Cilien versehen — treten an einer präformierten Stelle aus, gelangen ins Wasser und kopulieren (Fig. 579, *4. 5*). Hierbei zeigt sich, daß nur die Zellen verschiedener Herkunft sich mit einander vereinigen, und daß außerdem an jedem verschmelzenden Paar ein größerer und ein kleinerer Gamet leicht unterscheidbar ist. Wir haben also hier eine weit höher entwickelte Sexualität als bei dem wohl nahe verwandten Chlorochytrium. Als Kuriosum sei erwähnt, daß die resultierende Zygote meist nur zwei Cilien hat, es muß demnach wohl ein Paar (vom Männchen?) verschwinden.

Die beweglichen Zygoten dringen nun in die Spaltöffnungen von Lysimachia Nummularia ein, umgeben sich dort mit Membran und senden

einen Schlauch (Fig. 579, *1*, *3*) durch die Interzellularen bis an oder in ein Gefäßbündel. Hier findet vielfach reiche Verzweigung des Algenschlauches (Fig. 579, *2*) statt, der zwischen den Gefäßen fortwächst, diese aus einander drängend.

Das ursprünglich in der membranumhüllten Zygote vorhandene Plasma wandert mit Chromatophoren usw. nach innen und läßt die ältesten Teile des Schlauches leer zurück (Fig. 579, *3*), ev. gliedert es sich einmal durch eine Wand von den leeren Teilen ab. Im Innern der Wirtspflanze aber findet sich in den verzweigten Schläuchen reichliches Plasma mit

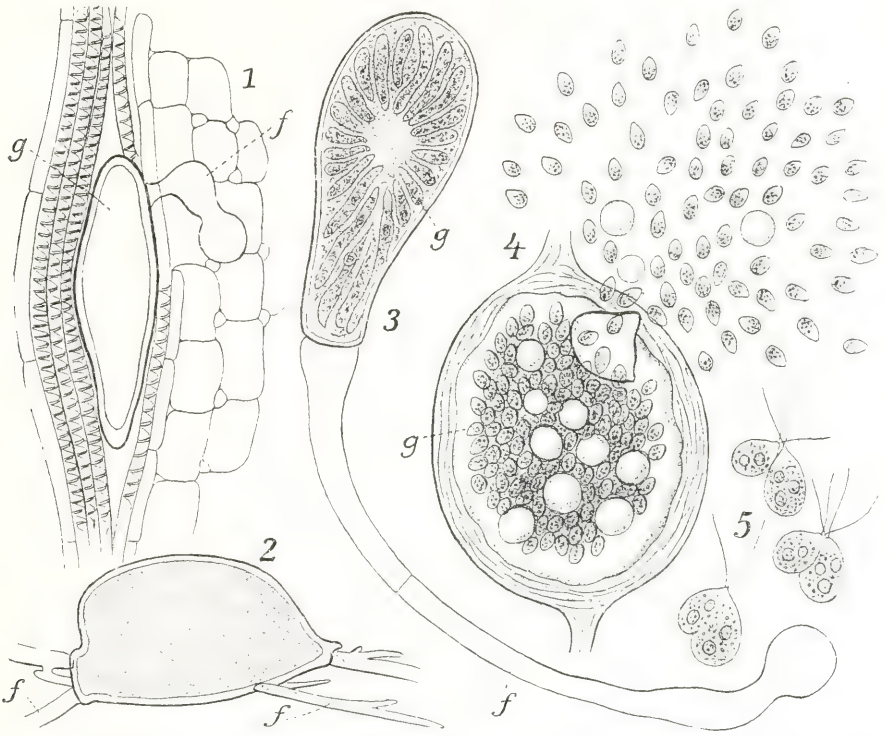


Fig. 579. *Phyllobium dimorphum* n. Klebs. *1* Gametangium im Gefäßbündel von *Lysimachia nummularia*. *2* dass., frei präpariert. *3* Gametangium an einem leeren Keimfaden. *4* dass., Gameten entleerend. *5* Gameten in Kopulation. *g* Gametangium. *f* Faden.

Stärke usw., welches späterhin zur Dauerzellbildung (Gametangien) verwendet wird. Diese erfolgt dadurch, daß der Schlauch an einer Stelle anschwillt, die vorhin erwähnten Massen wandern in die Anschwellung ein und werden dann durch Zellwände gegen die Schläuche abgegliedert. Schließlich umhüllt eine derbe Membran das ganze so entstandene Gametangium, welches im Freien vom September bis Mai—Juni zu ruhen pflegt, um dann Gameten zu bilden.

Nicht immer sind die in die Gefäße eindringenden Schläuche so lang wie beschrieben wurde, sie bleiben häufig auch kürzer, ja in vielen Fällen ist der farblose Faden völlig unverzweigt und stellt einen einfachen Verbindungsstrang zwischen der ursprünglichen Zygote in der Spaltöffnung

und der großen Zelle im Gefäßbündel dar. Aber auch diese letzteren gehören zu denjenigen, welche Klebs als große Dauerzellen bezeichnet.

Neben diesen kommen kleine Dauerzellen zur Entwickelung, wenn die Blätter der Lysimachia von sehr zahlreichen beweglichen Zygoten gleichzeitig befallen werden oder unter äußeren Bedingungen; dann bilden sich in den Atemhöhlen usw. einfache kugelige Körper mit dicker Haut und ähnlichem Inhalt wie in den Gametangien, ohne daß eine Schlauchbildung sich vollzöge. Diese kleinen Dauerzellen liefern relativ große Zoosporen, welche direkt keimten und wieder kleine Dauerzellen bildeten; die Schläuche mit Gametangien ließen sich bislang aus ihnen nicht wieder erzielen.

In den jungen Gametangien von Phyllobium dimorphum sind (Fig. 579, *3*) die Chromatophoren in größerer Zahl vorhanden und weisen eine radiäre Anordnung auf, welche später freilich unkenntlich wird oder verschwindet, wenn Massen von Hämatochrom neben Stärke usw. sich aufspeichern.

Eine ähnliche Anordnung besitzen die Chloroplasten bei Phyllobium incertum Klebs (in Gras- und Carex-Blättern), sowie bei Scotinosphaera (in Hypnum, Lemna usw.), und das ist in Verbindung mit ihrer Lebensweise der nächste Grund, sie zu dem Phyllobium dimorphum in Beziehung zu setzen. Im übrigen aber entsprechen die bislang von diesen Algen bekannt gewordenen Stadien wohl am meisten den kleinen (ungeschlechtlichen) Dauerzellen von Phyllobium. Wie diese sind die gleichnamigen Organe der Scotinosphaera ohne oder fast ohne Infektionsschlauch, und hier wie dort werden nur ungeschlechtliche Schwärmer entwickelt, welche bei Scotinosphaera in jedem Jahr neue Dauerzellen erzeugen.

An Phyllobium, dessen vortreffliche Anpassung an die Standortsverhältnisse seines Wirtes resp. an dessen halb amphibische Lebensweise auf der Hand liegt, muß man wohl das chlorophyllfreie Rhodochytrium anschließen, dessen Entwickelung v. Lagerheim wenigstens in seinen Hauptpunkten feststellte. Die Pflanze schmarotzt in Chile, Ecuador usw. auf der Composite Spilanthes. Die Zoosporen oder Zygoten keimen nur auf der Epidermis von Spilanthes und treiben wie Chlorochytrium einen Keimschlauch zwischen zwei Epidermiszellen hindurch. Der Schlauch dringt gegen die Gefäßbündel, besonders die des Blattes vor und verzweigt sich reichlich unter Umspinnung der Gefäße.

Rhodochytrium.

Ist das geschehen, so vergrößert sich der ursprüngliche Keimschlauch zu einem kugeligen Körper, in welchen alles Material aus dem gesamten, ungegliederten Schlauchsystem einwandert. Abschluß dieser Kugel gegen die Schläuche, Ansammlung von Stärke und von Hämatochrom erfolgt fast genau wie bei Phyllobium. Jene Kugeln entsprechen den großen Dauerzellen (Gametangien) von Phyllobium. Sie bilden chlorophyllfreie Schwärmer mit zwei Cilien, welche am Vorderende Hämatochrom führen. Die Schwärmer keimen direkt oder kopulieren wie normale Algengameten. Zygoten sowohl wie Schwärmer keimen in der gleichen Weise.

Neben diesen Gametangien, welche wohl jederzeit zur Schwärmerbildung schreiten können, finden sich noch »Dauersporangien«, welche jedenfalls längere Zeit ruhen müssen, ehe sie keimen. Darüber ist indes näheres nicht bekannt. Da sie auch an verzweigten Schläuchen sich entwickeln, kann man sie kaum mit den kleinen Dauerzellen von Phyllobium parallelisieren.

Als Parasit auf Landpflanzen kann hier auch Phyllosiphon Arisari Kühn besprochen werden, über welches Kühn, Franke, Just, Schmitz, v. Lagerheim und auch Buscalioni berichtet haben. Diese Alge parasitiert

Phyllosiphon.

in Italien und den angrenzenden Mittelmeergebieten häufig auf dem dort verbreiteten Arisarum vulgare. Ihr Auftreten wird sehr bald erkennbar an den großen gelben Flecken, welche sie auf den Blättern hervorruft. In denselben sitzt die Alge in Form eines reich verzweigten querwandlosen Schlauches, welcher, in der Regel wohl dichotom verzweigt, die Interzellularen des Mesophylls durchwuchert, aber nicht in irgend einer Weise in die Zellen selbst eindringt. Immerhin ist der Parasit imstande, die ihm benachbarten Blattzellen unter Vergilbung zu töten.

Der Schlauchinhalt erscheint an der Spitze farblos, weiter rückwärts aber grün. Hier lassen sich dann auch zarte, später derber werdende Chromatophorenplättchen nachweisen. Die Kerne an den wachsenden Fadenspitzen sind relativ groß, weiter rückwärts aber werden sie durch wiederholte Teilung, die nach Buscalioni eigenartig wäre und einer Fragmentation gleichkäme, kleiner. Damit im Zusammenhang steht, daß das Plasma an den Spitzen große Vakuolen beherbergt, in den älteren Teilen dagegen sehr dicht erscheint. Es führt hier besonders Fetttropfen und »Stärkekörner«, welche vielleicht der Florideenstärke recht ähnlich sind: sie färben sich nicht mit Jod rein blau.

Wenn die Spitzen der Schläuche ausgewachsen sind, füllen sie sich ebenfalls mit dichten Plasma- usw. Massen, und nun beginnt auch meistens die Bildung von Aplanosporen. Große Regelmäßigkeit in derselben ist nicht zu verzeichnen. Im allgemeinen beginnt sie in den Endverzweigungen und schreitet nach rückwärts vor, doch ist hervorzuheben, daß durchaus nicht alle Teile gleichzeitig in die Sporenbildung eintreten, und wenn auch schließlich die Hauptmasse der Schläuche für Sporen verbraucht wird, bleibt meistens ein Rest derselben übrig, welcher für sich weiter wachsen und weitere Teile des Blattes von Arisarum infizieren kann.

Bemerkenswert ist, daß auch bei der Entwickelung der Sporen keine Querwände in den Schläuchen auftreten; die Abgrenzung der sporenbildenden Regionen gegen die übrigen Teile ist also eine recht primitive, aber immerhin erscheint sie verständlich, wenn man berücksichtigt, daß bei Parasiten sehr häufig Rückbildungen wahrgenommen werden. Als einen ursprünglichen Zustand vermag ich die in Rede stehenden Erscheinungen nicht anzusehen, höchstens als Rückkehr zu einem solchen.

Die Bildung der Aplanosporen verläuft in den Hauptzügen nach Vorschrift. Um je einen Kern und ein Chromatophor sammelt sich Plasma, welches mit Zellmembran umgeben wird. Zwischen den Aplanosporen bleiben krümelige Massen zurück, offenbar wieder Periplasma.

Die Entleerung der Aplanosporen wird dadurch bewirkt, daß die innerste Schicht der Schlauchmembran stark aufquillt (oder das Periplasma?). Der durch den Schleim erzeugte Druck bringt den Schlauch an irgend einer Stelle zum Reißen, und die Sporen quellen heraus. Ob die Aplanosporen durch eine Spaltöffnung oder einen Riß in der Epidermis zum Vorschein kommen, ist nicht völlig aufgeklärt, nur so viel ist sicher, daß sie nicht in die Interzellularen des Wirtes gelangen, sondern auf dessen Oberfläche, von welcher sie dann weiter befördert werden.

Nach Franke bleiben sie auf den Blattresten über Winter liegen, gelangen aber auf die jungen Blätter, wenn diese den Boden und die auf ihm lagernden Massen durchbrechen.

Außer den gewöhnlichen Aplanosporen werden größere angegeben (»Makrosporen«). Sie gehen durch Wachstum aus den kleineren hervor und können ihrerseits wieder Aplanosporen liefern. Der Sachverhalt ist mir nicht ganz klar.

Die Lebensweise des Phyllosiphon liegt fernab von derjenigen seiner Verwandten unter den Algen, mögen sie heißen wie sie wollen; deshalb ist auch eine Angliederung dieses Parasiten an bestimmte normale Formen schwierig, wie immer in solchen Fällen. Möglicherweise haben wir es mit einer Siphonee zu tun, die auf Grund ihres Vorkommens an Stelle von Schwärmern Aplanosporen bildet und außerdem wohl die Fähigkeit, Querwände in den Schläuchen zu errichten, vollends einbüßte. Weiterhin meine ich, man müsse den Umstand in Rechnung ziehen, daß die Aplanosporenbildung an den Schlauchenden zu beginnen pflegt. Dieser Erscheinung begegnen wir wieder bei Chaetosiphon, nur daß hier, einer anderen Lebens-

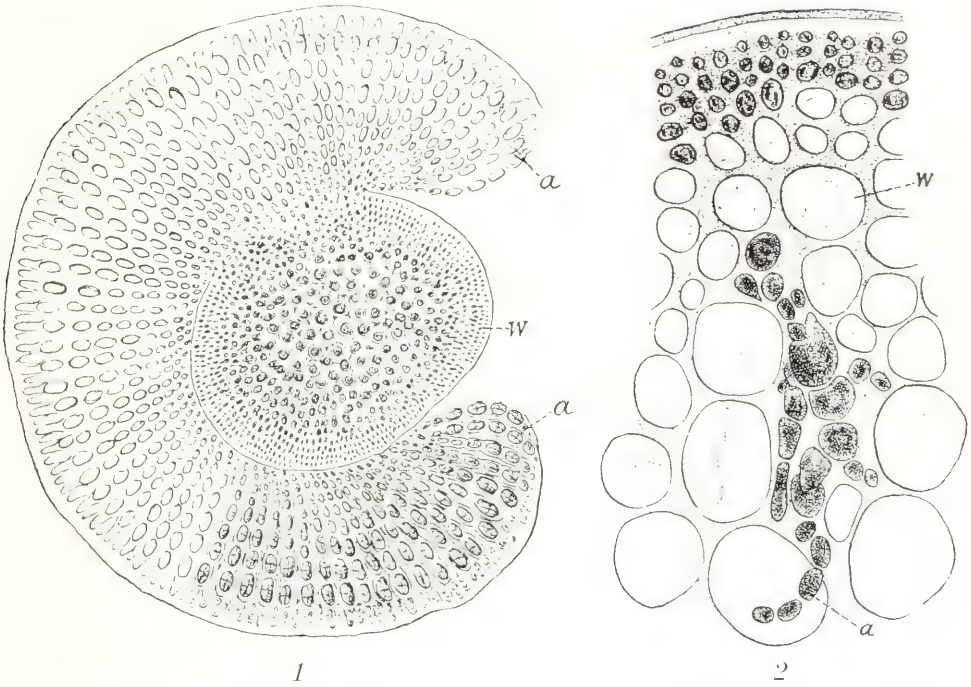
Fig. 580. Orig.-Präp. Gruber. Scheitel von *Laurencia obtusa* (*L*) im Längsschnitt, mit zwei Exemplaren der *Ricardia Montagnei* (*R*). *f* Fußzelle.

weise entsprechend, Zoosporen entstehen und auch das Zoosporangium von dem übrigen Teil des Fadens abgegrenzt wird. Wie aber diese beiden Formen sich an andere Siphoneen anreihen, bleibe vorläufig dahingestellt.

Ricardia. Wir kehren zu den Parasiten auf Algen zurück und erwähnen zunächst Derbès' und Solier's Ricardia. Holt man die gelbbraunen Sprosse der Laurencia obtusa aus dem Wasser, so bemerkt man an deren Spitzen bald einzeln, bald gehäuft rote kugelig-birnförmige Körperchen von Stecknadelkopfgröße. Das sind die Vegetationsorgane der Ricardia Montagnei. Längsschnitte durch die Spitzen der Laurencia zeigen, daß die Ricardien sich in der Scheitelgrube angesiedelt haben, und zwar entsenden sie (Fig. 580) eine große Fußzelle in das Scheitelgewebe. Diese ist derbwandig, nicht selten an der Basis gelappt. Das kleinzellige Gewebe des eigentlichen

Ricardia-Sprosses greift ein wenig über das Oberende der Fußzellen. Diese selbst sind blasig-hohl. Sie können sich aus der stielförmigen Basis verzweigen. Der Bau im einzelnen interessiert uns hier nicht, bemerkt sei nur, daß die Sprosse am Scheitel Haarbüschel entwickeln, und daß die Fortpflanzungsorgane in Konzeptakeln sitzen, welche sich warzenartig vorwölben (Fig. 580 links).

Die wohl auf ältere Autoren zurückgehende Angabe bei Engler-Prantl, daß die großen Zellen der Nährpflanze angehören, finde ich nicht bestätigt. Die jungen Pflänzchen der Ricardia zeigen einen relativ dünnen Rhizoidfortsatz an ihrer Basis, mit diesem dringen sie in den Wirt ein, und erst später lassen sie ihn stark aufschwellen.



1 2

Fig. 581. *1 Actinococcus* (*a*) mit Tetrasporen auf einer anderen Floridee (*w*) parasitierend n. Kützing. *2* »Infektionsfäden« (*a*) desselben in *Phyllophora* (*w*) n. Darbishire.

Bei der Ricardia ist nur die Fußzelle für ein Organ der Wirtspflanze *Actinococcus.* gehalten worden, der Actinococcus dagegen ist häufig in seiner Gesamtheit für einen normalen Bestandteil der Phyllophora, des Gymnogongrus usw. angesprochen. Schon lange kannte man kleine kugelige Polster oder Warzen auf jenen Algen. Diese nannte schon Lyngbye 1819 »parasiticum quid«. Später aber hielt man diese für die normalen Fruchtformen der genannten Florideen, und erst Schmitz demonstrierte definitiv den Actinococcus als einen Parasiten, ihm stimmte auch nach anfänglichem, mir nicht ganz verständlichem Widerspruch Darbishire zu.

Die kleinen halbkugeligen Polster unserer Alge bestehen aus radiär gestellten Fäden. Fast alle Gliederzellen der letzteren können zu Tetrasporangien werden, die demnach in ziemlich langen Reihen vor einander liegen (Fig. 581, *1*). Die Polster sind also nur die Fruchtkörper der Alge (die

man den Gigartinaceen zuzählen muß (1, 657); die vegetativen Organe sind in Gestalt reich verzweigter Fäden in dem Gewebe der Phyllophoren usw. zu finden. Sie werden in diesem pilzhyphenartig sichtbar (Fig. 581, 2) und durchwachsen dasselbe wiederum wie die oben erwähnten Ectocarpen usw. in seinen centralen Regionen. Später brechen sie an beliebigen Stellen nach auswärts hervor. Ceratocolax steht nach Rosenvinge's Beschreibung dem Actinococcus sehr nahe, und ganz ähnlich wie bei letzteren ist auch
Harveyella. die Lebensweise der von Sturch zuletzt bearbeiteten Harveyella mirabilis, die von Reinsch, Richards, Kuckuck unter dem Namen Choreocolax beschrieben wurde. Wie immer leben auch die Fäden dieses Parasiten zunächst in der Gallerte der Wände (hier von Rhodomela subfusca). Später treten sie über die Oberfläche der Sprosse hervor und bilden halbkugelige Polster,

Fig. 582. *Harveyella mirabilis* n. Sturch. Die Pflanze parasitiert auf *Rhodomela*. Der Sporophyt ist schwarz gehalten.

die diese Gattung ebenso auszeichnen wie den Actinococcus. Dabei lösen sich, wie das auch schon beim Actinococcus zu erkennen ist, einzelne Zellen der Rhodomela aus dem Verbande, werden vom Parasiten eingeschlossen und von dessen wachsenden Fäden emporgehoben (Fig. 582). Solche Zellen vergrößern und verändern sich oft nicht unerheblich unter dem Einfluß der schmarotzenden Alge. Schon darin gleicht diese manchen Pilzen, ihre Hauptähnlichkeit mit solchen gewinnt sie aber dadurch, daß sie jeglichen Chromophylls entbehrt. In dieser Beziehung steht sie bislang einzig in ihrer Art da und stellt neben Rhodochytrium die Krone der Algenparasiten dar.

Solche Formen aber erinnern unwillkürlich an Pilostyles, Rafflesia u. a.,

die auch ausschließlich die Fortpflanzungsorgane aus der befallenen Pflanze heraustreten lassen, sich im übrigen aber sorgfältig in diesen verbergen.

An Rafflesiaceen klingt auch die Janczewskia an, wie das ihr Entdecker *Janczewskia.* Graf Solms bereits hervorhob. Die Alge, welche Falkenberg neuerdings studierte, bildet (Fig. 583, *1*) auf Laurencia usw. ein annähernd halbkugeliges Konglomerat von sehr kurzen Sprossen, deren Wachstum, wie Falkenberg zeigte, mit demjenigen der Laurencia selber ganz erheblich

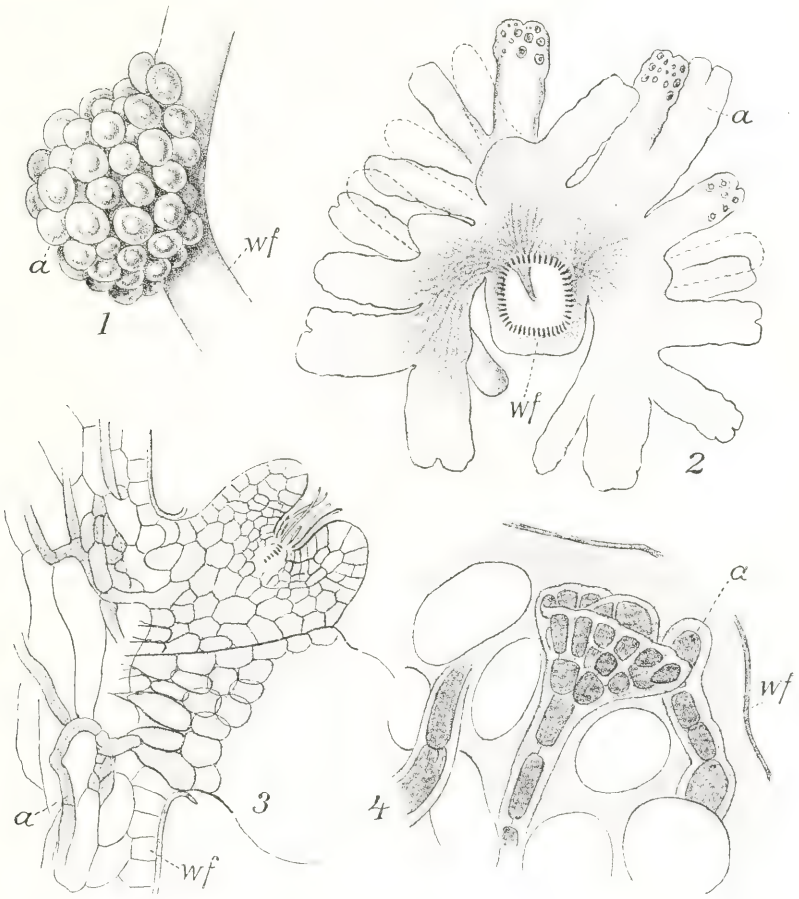


Fig. 583 n. Graf Solms u. Falkenberg. *1 Janczewskia verrucaeformis*, Habitusbild. *2 Jancz. tasmanica*, Schnitt durch das Sproßpolster. *3 Jancz. verrucaeformis*, Längsschnitt durch die Sprosse. *4* dies., Fäden im Gewebe des Wirtes mit beginnender Sproßbildung (bei *a*). *a* Parasit, *wf* Wirtspflanze.

übereinstimmt (Fig. 583, *3*, vgl. **1**, 613). Mit dieser sind sie auch zweifellos nahe verwandt, und die Bildung der Fortpflanzungsorgane an ihnen erfolgt im wesentlichen so wie bei der genannten Gattung.

Der erwähnte Knäuel kurzer Sprosse entsendet nach unten wie üblich (Fig. 583, *3*) zahlreiche Fäden in das Gewebe der Wirtspflanze, die weit in diese eindringen.

Da die Keimung der Janczewskia-Sporen nicht bekannt und die Entwickelung auch sonst nicht lückenlos verfolgt ist, läßt sich nicht sagen, ob eine einzige Gruppe der erwähnten kurzen Sprosse ein Individuum darstellt, wie das Falkenberg annimmt, oder ob etwa, wie bei Cylindrocarpus, Actinococcus usw. das endophytische Fadensystem an verschiedenen Stellen des Wirtes solche Knäuel hervortreiben kann. Die erste Anlage eines solchen gibt sich bei Janczewskia verrucaeformis in der durch Fig. 583, *4* angedeuteten Weise zu erkennen. Aus dem Zellhäufchen *a* entwickelt sich nach Falkenberg erst ein kurzer Trieb, dann treten neben diesem aus dem endophytischen Fadengeflecht sukzessive neue hervor, bis der ganze Knäuel fertig ist, welcher danach nicht als ein System gestauchter Sprößchen aufgefaßt werden darf.

Fig. 584 n. Falkenberg. *Stromatocarpus* auf *Polysiphonia* parasitierend.

Bei Janczewskia tasmanica erheben sich nach Falkenberg zahlreiche kurze Triebe von einem gemeinsamen Stroma, welches den Sproß der Wirtspflanze an der infizierten Stelle völlig umfaßt. Hier können sich die einzelnen Sprößchen kurz verzweigen (Fig. 583, *2*).

Auffällig ist es, daß die Janczewskien auf ihren nächsten Verwandten, den Laurencien, parasitieren, um so mehr, als sich eine ganz ähnliche Erscheinung beim Stromatocarpus nach Falkenberg wiederholt. Die Pflanze bildet kurze Polysiphonia-ähnliche Sprosse, welche, büschelig geordnet (Fig. 584), die Fortpflanzungsorgane tragen. Festgeheftet sind dieselben auf Polysiphonia virgata mit Hilfe der üblichen monosiphonen Fäden, welche das ganze Gewebe durchsetzen.

Melobesien.

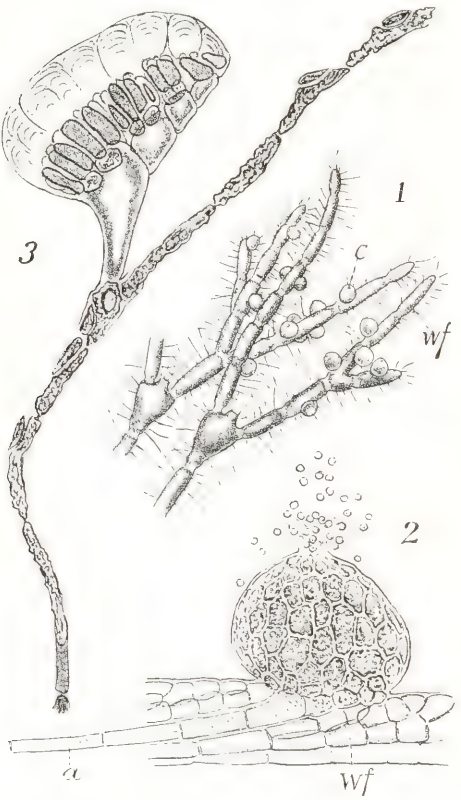


Fig. 585 n. Thuret u. Solms. *1 Melobesia Thureti* (*c*) auf *Jania rubens* (*wf*). *2* dies., Spermogonien, einem monosiphonen Faden (*a*) der Alge aufsitzend. *3* Faden mit einer Konzeptakulumanlage.

Ein würdiges Seitenstück zur Harveyella stellt Melobesia Thureti Born. dar, obwohl sie nicht farblos ist wie diese. Von der genannten Alge treten, wie Thuret und Bornet zuerst genauer angaben, nur die Konzeptakeln über die Oberfläche des Wirtes hervor, der in diesem Fall die Gattung Corallina ist. Schon jene Autoren zeichnen (Fig. 585, *2*) einen Faden, welcher von der Basis des Konzeptakulums in das

Gewebe des Wirtes verläuft. Graf Solms zeigt nun, daß ein monosiphoner Faden, an welchem noch Andeutungen der **1**, 561 besprochenen Deckzellen zu erkennen sind, die zentralen Teile der befallenen Pflanze durchsetzt. Derselbe verzweigt sich selten durch Gabelung, gibt aber von Zeit zu Zeit seitliche Äste ab, welche gegen die Peripherie der Corallina ausbiegen und zwischen den antiklin gerichteten Rindenfäden hindurch zur Oberfläche gelangen. Dort geht die Terminalzelle Teilungen ein, welche

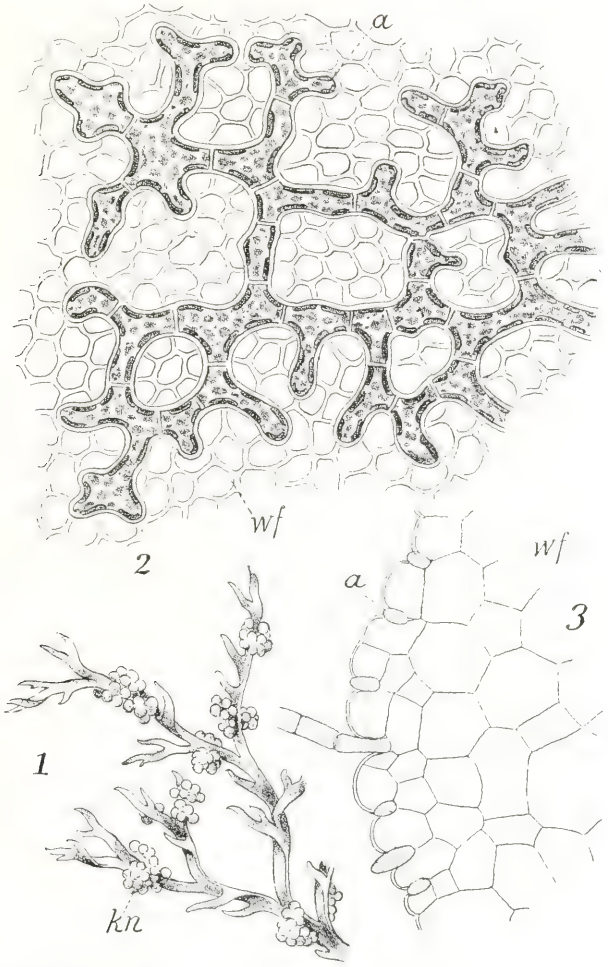


Fig. 586. *Streblonemopsis irritans* n. Valiante u. Sauvageau. *1 Cystosira* mit *Streblonemopsis*-Gallen (*kn*). *2* Oberflächenansicht einer Galle (*wf*) mit den Algenfäden (*a*). *3* Querschnitt einer Galle (*wf*) mit den in die Oberhaut eingesenkten Algen (*a*).

zunächst zur Bildung einer Scheibe (Fig. 585, *3*) führen, und aus dieser entwickeln sich dann die Konzeptakeln im wesentlichen nach den für die Corallineen geltenden Vorschriften, nämlich durch gesteigertes Wachstum am Scheibenrande.

Melobesia deformans Solms ist noch interessanter als die vorgenannte Art, weil sie die regelmäßige Fiederverzweigung der befallenen Corallinen

in eine allseitig unregelmäßige verwandelt, und weil ihre Konzeptakeln von Gewebewucherungen des Wirtes umhüllt werden. Letztere sind oft so ausgiebig, daß nur noch der Scheitel des Konzeptakulums aus ihnen hervorragt.

Streblonemopsis. Weit charakteristischer als die von der Melobesia deformans veranlaßten Gewebewucherungen ihres Wirtes sind die Gallen, welche Valiante's Streblonemopsis irritans (Ectocarpee) auf Cystosira opuntioides veranlaßt (Fig. 586, *1*). Sie stellen weißliche Knöllchen dar, welche gewöhnlich in ziemlich großer Zahl dicht beisammen sitzen. Ihre Oberfläche wird überzogen von monosiphonen Fäden der Streblonemopsis, welche dadurch zu einem Netzwerk vereinigt werden, daß zahlreiche Auszweigungen benachbarter Fäden auf einander stoßen, als ob sie mit einander kopulieren wollten (Fig. 586, *2*). Von der Fläche betrachtet scheint es, als ob dies Netz der äußersten Zellschicht von Cystosira aufliege, Sauvageau wies aber nach, daß die Fäden zwischen die äußersten, epidermoidalen Zellen eingezwängt sind, was Fig. 586, *3* besser als eine lange Beschreibung zeigt. Tiefer in das Knollengewebe hinein dringt Streblonemopsis nur selten.

Seine Sporangien erheben sich auf kurzen Stielen über die Oberfläche der Knöllchen. Was aber aus den in ihnen entwickelten Schwärmern wird, ist unbekannt. Der Infektionsmodus ist unklar. Durch Valiante weiß man nur, daß die Algenfäden schon auf ganz jungen Knöllchen nachweisbar sind und dann mit diesen weiter wachsen. Im Frühjahr resp. Frühsommer fallen die Gallen mit den Zweigen der Cystosira auf denMeeresboden, und es wäre denkbar, daß sie hier — ähnlich den Leguminosenknöllchen — von der Alge ausgesaugt werden. Doch ist Sicheres nicht bekannt.

Chlorocystis. Gallen oder Pusteln auf dem Laube von Sarcophycus potatorum bildet auch Chlorocystis Sarcophycі, welche Whitting kurz beschrieb. Die grünen Zellen dieser Protococcoidee leben anfänglich scheinbar harmlos zwischen den radiären Zellreihen der Rinde von Sarcophycus, bald aber veranlassen sie eine Aufschwellung des Gewebes, welcher später ein Aufblättern und Aufbrechen der Zellmassen folgt, so daß schließlich unregelmäßige Vertiefungen entstehen.

Phytophysa. Viel eigenartiger sind aber die Veränderungen, welche Weber van Bosse's Phytophysa Treubii veranlaßt. Die Alge bildet auf den Blättern, Blattstielen und Sprossen der Urticacee Pilea in Java gelb bis fast schwarz gefärbte Pusteln, welche bald vereinzelt, bald in größeren Gruppen (Fig. 587, *1*) beisammen auftreten. Sind jene Gallen einfach, so entstehen sie allein aus dem Grundgewebe der Rinde, sind aber deren mehrere kombiniert, so treten in das Polster, welches sie alle vereinigt, auch Gefäßbündel ein.

Die Alge selbst stellt zunächst einzellige, birnförmig-kugelige Körper von bis zu 2 mm Durchmesser (Fig. 587, *2*) dar, welche dem Gewebe der Galle eingelagert sind, ohne daß ein besonderes Gewebe Wirt und Parasit gegen einander abgrenzte. Der Inhalt der Blasen besteht aus einem schaumig-vakuoligen Plasma mit zahlreichen Kernen und Chromatophoren.

Die Sporenbildung beginnt damit, daß sich reichliches Plasma mit vielen Chromatophoren an der Peripherie sammelt. Dort vermehren sich auch die Kerne, um sie sammelt sich Plasma, es wird jedem Kern ein Chromatophor zugesellt, und dann bilden sich Membranen, die je eins der genannten Körperchen nebst zugehörigem Plasma einschließen. Das Ganze gleicht also sehr der Sporenbildung im Ascus. Es werden jedoch nur die peripheren Teile für den genannten Zweck verbraucht (Fig. 587, *3*), der mittlere Raum bleibt zunächst unberührt. Später bilden sich in ihm wabig

geordnete Zellulosewände, anfangs nur an der Peripherie (Fig. 587, *3*), später auch gegen das Zentrum. Ob alle diese Kammern einen Kern erhalten, ist wohl zweifelhaft.

Die Sporen werden später frei, indem das Gewebe der Pilea über den erwähnten Kugeln aufreißt und indem an dem entsprechenden Orte auch die derbe Membran der Algenkugeln zum Bersten gebracht wird. Dieser Prozeß wird durch eine Plasmamasse vorbereitet, welche sich unter dem zukünftigen Riß sammelt.

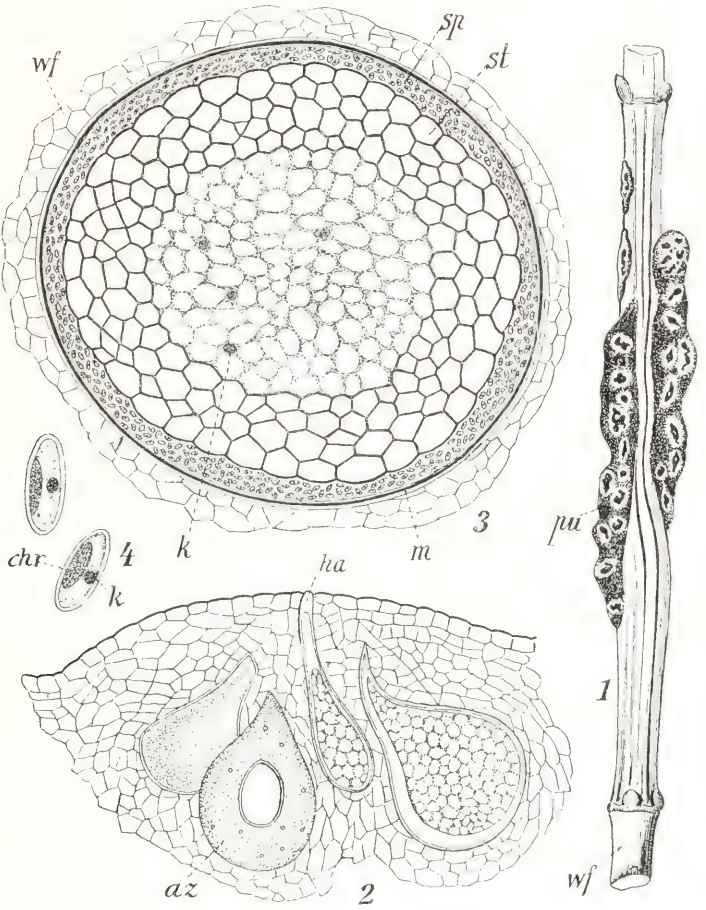


Fig. 587. *Phytophysa Treubii* n. Weber van Bosse. *1 Pilea*-Sproß mit Pusteln (*pu*), nat. Gr. *2* Schnitt durch eine Galle. *3* Algenzelle in der Bildung von Sporen. *4* Aplanosporen. *az* Algenzelle, *ha* Hals, *wf* Wirtspflanze, *sp* Aplanosporen, *st* sterile Zellen, *k* Kern, *chr* Chromatophoren, *m* Membran.

Während die zentrale Kammermasse zurückbleibt, treten die Sporen, in eine Schleimmasse eingebettet, hervor. Sie sind, wie schon aus dem Gesagten hervorgeht, unbeweglich und lassen einen Kern und ein Chromatophor leicht erkennen (Fig. 587, *4*). Ich denke aber, man wird sie als Aplanosporen auffassen dürfen und damit die Algen zu Protosiphon oder Endosphaera und ihren Verwandten in Beziehung bringen. Da die Alge

sich an Landpflanzen angepaßt hat, erscheint die Unbeweglichkeit der Sporen fast als eine Notwendigkeit.

Die Übertragung der Sporen von einem Pilea-Individuum auf das andere ist nicht verfolgt worden. Beobachtet wurde aber, wie ein Keimschlauch in das Gewebe des Wirtes eindringt und dann an seiner Spitze keulig aufschwillt (Fig. 587, *2*), während sein auswärts gekehrtes Ende entleert und durch Membranlamellen abgeschlossen wird.

Wir haben im letzten Abschnitt eine Anzahl Beispiele — über weitere Fälle gibt u. a. Möbius Auskunft — von Epiphyten, Endophyten und Parasiten zusammen behandelt, weil eine scharfe Trennung dieser drei biologischen Gruppen noch schwieriger ist als sonst schon die Unterscheidungen im Reich der Organismen zu sein pflegen. Diese Dinge gehen fast unmerklich in einander über und nur einige Typen lassen sich herausgreifen.

Eine Scheidung wird um so schwieriger, als ein und dieselbe Spezies durchaus nicht immer unter den gleichen Bedingungen lebt. Endophytische Algen erscheinen gar nicht selten in guter Entwickelung auf den Glasplatten der Kulturen, ja Parasiten wie Ulvella oder Aerochaete parasitica sah ich auf Glas ziemlich weit entwickelt, Cylindrocarpus dringt nicht bloß in Gracilaria-Gewebe ein, sondern gedeiht auch nach Kuckuck auf Gestein; Phaeostroma fluviatilis lebt nach Porter in Cladophora-Membranen ebenso gut wie in Chitinhäuten; die Algen der Molluskengehäuse gehen auch auf Kalksteine usw. Kurz es gibt eine große Anzahl von Beispielen, die sich mit der Zeit wohl noch ausgiebig vermehren werden, in welchen die fraglichen Algen das Substrat wechseln und somach kaum gestatten, sie als spezifische Endophyten, Parasiten usw. zu bezeichnen.

Immerhin gibt es auch eine Spezialisierung, und v. Lagerheim hat z. B. wieder daran erinnert, daß nicht bloß die Algen der Faultierhaare ausschließlich auf diesem zur Beobachtung kommen, daß Cladophora ophiophila Magn. nur auf der Schlange Herpeton tentaculatum gedeiht, und daß auch die Algen, welche Entomostraken befallen, für diese konstant sind. Solcher Beispiele wird es noch mehrere geben. Überflüssig scheint es mir auch nicht, darauf hinzuweisen, daß bislang

Melobesia	nur auf	Corallina,
Janczewskia	» »	Laurencia,
Stromatocarpus	» »	Polysiphonia,
Actinococcus	» »	Phyllophora,
Balbiania	» »	Batrachospermum

gefunden wurde. Wird auch vielleicht der eine oder andere Parasit noch auf einem anderen Wirt zur Beobachtung kommen, so bleibt doch in allen diesen Fällen bemerkenswert, daß die ersteren stets ihre Verwandten als Unterlage bevorzugen. Eine befriedigende Erklärung wird freilich dafür vorläufig kaum zu geben sein.

Als typische Parasiten können eigentlich nur Harveyella mirabilis und ev. Rhodochytrium betrachtet werden; sie allein ernähren sich ausschließlich auf Kosten des Wirtes, alle anderen Formen, welche wir aufzählten, haben Chromatophoren zu selbständiger Ernährung. Trotzdem wird man Phyllosiphon, Phytophysa, Melobesia, Actinococcus usw. noch in gewissem Sinne parasitisch nennen dürfen, weil sie sämtlich Veränderungen des Wirtes, u. a. auch Vergrößerungen seiner Zellen herbeiführen.

Kaum als Parasiten wird man aber die vielen Ectocarpus-Arten und

vieles andere ansprechen dürfen, mag auch z. B. Ectocarpus aecidioides mancherlei äußere Ähnlichkeiten mit Pilzen aufweisen. Hier handelt es sich nur um Wohnparasiten in dem meines Wissens zuerst von KLEBS gebrauchten Sinne.

Solcher Endophytismus, wie man ihn auch nennen kann, geht zurück auf den Epiphytismus, auf das Zusammenleben zahlreicher Formen auf der Außenseite des nämlichen Organismus. Wenn man die zahlreichen Fälle berücksichtigt, an die auch RATTRAY kurz erinnert hat, in welchen kleine und große Algen sich auf größeren ansiedeln und, bisweilen chaotisch durch einander wachsend, letztere fast völlig einhüllen, wenn man daran denkt, daß nicht bloß Muscheln und Schnecken, sondern auch die großen »Seespinnen« (Maja), wie das SAUVAGEAU schildert, ein ganzes Algengärtlein auf ihrem Rücken tragen, dann wird es auch nicht schwer, sich vorzustellen, wie nun einzelne solcher Organismen ihren Weg in das Lebewesen hinein gefunden haben, dem sie einst nur aufsaßen, und man begreift auch, daß solche Invasion von Gliedern allerverschiedenster Familien vollzogen wurde, ebenso wie ja auch die Phanerogamen Parasiten aus ganz verschiedenen Gruppen geliefert haben. Immerhin sind einige Gruppen bevorzugt, und die »aggressivsten« Abteilungen des Algenreiches scheinen mir die Ectocarpeen, die Chaetophoreen und die Chroolepideen zu sein. Gerade unter ihnen haben sich auf Grund endophytischer oder parasitischer Lebensweise Formen der vegetativen Organe entwickelt, welche die nettesten Parallelbildungen darstellen.

Ein wenn auch etwas bescheideneres Seitenstück zu den farblosen Parasiten bilden die gleichnamigen Saprophyten. Wir haben in Bd. **1**, 116 von farblosen Diatomeen berichtet, ebenso kennt man saprophytische Peridineen, welche der Chromatophoren entbehren, desgleichen die Polytoma (**1**, 140) usw., endlich hat KRÜGER eine farblose Chlorotheca (Chlorella-ähnlich) aus den Saftflüssen von Bäumen gezüchtet. Einen Übergang zu dieser bildet neben den oben (**1**, 34) erwähnten Euglenen usw. die kürzlich von BEIJERINCK beschriebene Chlorella variegata, welche bald in einer farblosen, bald in einer farbigen Varietät zu erhalten ist.

Literatur.

BARTON, E. S., On structure and development of Soranthera Post. et Rupr. Journ. Linnean soc. bot. 1898. **33.** p. 479.

BATTERS, E. A. L., On Schmitziella, a new genus of endophytic Algae belonging to the order Corallinaceae. Ann. of bot. 1892. **6.** p. 185.

—— Some new British marine Algae. Journ. of bot. 1896.

—— New or critical British marine Algae. Das. 1897.

BEIJERINCK, M. W., Chlorella variegata, ein bunter Mikrobe. Rec. trav. bot. Néerland. 1904. **1.** p. 14.

BORNET, E. et FLAHAULT, C., Sur quelques plantes vivantes dans le test calcaire des Mollusques. Bull. soc. bot. de France. 1889. **36.** p. 31.

BUSCALIONI, L., Osservazioni sul Phyllosiphon Arisari Kühne. Ann. del R. Ist. bot. di Roma. 1898. **7.**

CHODAT, R., Sur deux algues perforantes de l'île de Man. Bull. de l'herb. Boiss. 1897. **5.** p. 712.

—— Sur les algues perforantes d'eau douce. Das. **6.** p. 434.

DARBISHIRE, O. V., Chantransia endozoica Darbish., eine neue Florideen-Art. Ber. d. d. bot. Ges. 1899. **17.** p. 13.

—— On Actinococcus and Phyllophora. Ann. of Bot. 1899. **13.** p. 253.

DERBÈS, M., Description d'une nouvelle espèce de Floridée etc. Ann. des sc. nat. bot. 1856. 4 sér. **5.** p. 209.

EICHLER, B., Sur une algue du genre Cladophora causant la mort du Lymnaeus stagnalis. Wszechświat. 1901. **20.** p. 656. Ref. Botan. Zentralbl. **90.** p. 669.

Falkenberg, P., Rhodomeleen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. 1901. 26. Monographie.
Franke, M., Über Phyllosiphon Arisari. Jahresb. d. schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1882. **60.** p. 195.
—— Endoclonium polymorphum. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1883. **3.** p. 365.
Freeman, E. M., Observations on Chlorochytrium. Minnesota botan. stud. 1899. **2.**
Hansgirg, Beitrag zur Kenntnis der Algengattungen Entocladia und Pilinia usw. Flora. 1888. **71.** p. 499.
Hieronymus, G., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Algen. 1. Glaucocystis nostochinearum Itzigs. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1892. **5.** p. 461.
Huber, J., Sur l'Aphanochaete repens A. Br. et sa reproduction sexuée. Bull. soc. bot. de France. 1894. **51.**
—— Contributions à la connaissance des Chaetophorées épiphytes et endophytes et leurs affinités. Ann. sc. nat. bot. 1893. 7. sér. **16.** p. 265.
—— et Jadin, F., Sur une nouvelle algue perforante d'eau douce. Journ. de bot. 1892.
Just, L., Phyllosiphon Arisari. Bot. Ztg. **40.** 1882. p. 1.
Karsten, G., Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg. 1891. **10.** p. 1.
Kirchner, O., Über die Entwickelungsgeschichte einiger Chaetophoreen. Tgbl. d. 54. Vers. d. Naturf. u. Ärzte in Salzburg. 1881.
Kleps, G., Symbiose ungleichartiger Organismen. Biol. Zentralbl. 1882. **2.** p. 289.
—— Beiträge zur Kenntnis niederer Algenformen. Bot. Ztg. 1881. **39.** p. 249.
Kny, Über einige parasitische Algen. Ber. d. Ges. naturf. Freunde. Bot. Ztg. 1873. **31.** p. 139.
Krüger, W., Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saftflusses der Bäume. 2. Über zwei aus Saftflüssen rein gezüchtete Algen. Zopf's Beitr. z. Physiol. u. Morphol. nied. Organ. 1894. Heft 4.
Kuckuck, P., Choreocolax albus n. sp. Ein echter Schmarotzer unter den Florideen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin 1894. p. 983.
—— Die Gattung Microsyphar Beitr. z. Kenntnis der Meeresalgen). Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland. 1897. N. F. **2.**
Kühn, J., Über eine neue parasitische Alge. Phyllosiphon Arisari. Sitzungsber. der naturf. Ges. Halle 1878. Bot. Ztg. 1879. **37.** p. 322.
Lagerheim, G. von, Über einige neue Arten der Gattung Phyllosiphon Kühn. La nuova Notarisia. 1892. ser. **3.** p. 121.
—— Codiolum polyrrhizum n. sp. Ett bidrag till kännedomen om slägtet Codiolum A. Br. Öfversigt af Kgl. Vetensk. Akad. Förhandlingar. 1885. **42.** (No. 8.)
—— Trichophilus Neniae Lag., eine neue epizoische Alge. Ber. d. d. bot. Ges. 1892. **10.** p. 514.
—— Rhodochytrium nov. gen. Eine Übergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen. Bot. Ztg. 1893. **51.** p. 43.
Lind, K., Über das Eindringen von Pilzen in Kalkgesteine und Knochen. Pringsh. Jahrb. 1899. **32.** p. 603.
Magnus P., und Wille, N., Untersuchung der auf der Süßwasserschlange Herpeton tentaculatum Lacepède aus Bangkok in Siam wachsenden Algen. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin. 1882.
Möbius, M., Conspectus algarum endophyt. Nuova Notarisia. 1891. **4.** p. 1221. Biol. Zentralbl. **9.** p. 545. Verh. d. naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg. 1891. **4.**
Nadson, G., Die perforierenden (kalkbohrenden) Algen und ihre Bedeutung in der Natur. Scripta bot. Horti Petropolit. 1900. **18.** p. 35.
Oltmanns, F., Über einige parasitische Meeresalgen. Bot. Ztg. 1894. I. p. 207.
Peter, A., Über eine auf Tieren schmarotzende Alge. Tagebl. d. 59. Naturf. Vers. Berlin 1886. p. 191.
Porter, H. C., Abhängigkeit der Breitling- und Unterwarnow-Flora vom Wechsel des Salzgehaltes. Diss. Rostock. 1894.
Potter, M. C., Note on an Alga (Dermatophyton radicans) growing on the european Tortoise. Journ. Linn. soc. Bot. 1888. **24.** p. 251.
Pringsheim, N., Beiträge zur Morphologie der Meeresalgen. Abh. d. Berliner Akad. 1861. Ges. Abh. Bd. 1.
Rathbone, M., Notes on Myriactis Areschougii and Coelodesme californica. Journ. of the Linn. Soc. Bot. 1904. **35.** p. 670.
Rattray, New cases of epiphytisme amongst algae. Transact. etc. soc. bot. Edinburgh. 1886. **16.** p. 209.
Reinke, J., Zwei parasitische Algen. Bot. Ztg. 1879. **37.** p. 473.
—— Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Morphologie der Sphacelariaceen. Bibl. bot. 1891. **23.**

Reinsch, M., Beobachtungen über entophyte und entozoische Pflanzenparasiten. Bot. Ztg. 1879. **37.**
Richards, H. M., On the structure and development of Choreocolax Polysiphoniae R. Proc. Amer. Acad. 1891. **26.** p. 46.
Rosenvinge, Kolderup, L., Grönlands Hafalger. 1. Meddelelser om Grönland. 1893. **3.** 2. Das. 1898. **20.**
Sauvageau, C., Influence d'un parasite sur la plante hospitalière. Comptes rendus 1900. **130.** p. 343.
—— Sur quelques algues phéosporées. Journ. de bot. 1892. **6.**
—— Sur les algues, qui croissent sur les Araignées de mer, dans le golfe de Gascogne. Compt. rend. 1899. **128.** p. 696.
Schmitz, F., Phyllosiphon Arisari. Bot. Ztg. 1882. **40.** p. 523.
—— Knöllchenförmige Auswüchse an den Sprossen einiger Florideen. Das. 1892. **50.** p. 624.
—— Die Gattung Actinococcus Kütz. Flora. 1893. **51.** p. 367.
Sirodot, Balbiania investiens. Ann. sc. nat. bot. 1876. 6. sér. **3.** p. 146.
Solms-Laubach, H., Graf zu, Note sur le Janczewskia. Mém. de la soc. des sc. nat. de Cherbourg. 1877. **21.** p. 209.
Sturch, H. H., Harveyella mirabilis. Ann. of Bot. 1899. **13.** p. 83.
Thuret, G., Études phycologiques. Paris 1878.
Valiante, R., Sopra un Ectocarpea parassita della Cystoseira Opuntioides (Streblonemopsis irritans). Mitt. d. zool. Station Neapel. 1883. **4.** p. 489.
Weber van Bosse, A., Étude sur les algues parasites des Paresseux. Natuurk. Verh. d. holl. Maatschappig de Wetensch. 3de Verz. Deel 5. Stuck 1.
—— Études sur des algues de l'archipel Malaisien. II. Phytophysa Treubii. Ann. de Buitenzorg. 1890. **8.** p. 165.
Went, T. A. F. C., Cephaleuros Coffeae, eine neue parasitäre Chroolepidee. Zentralbl. f. Bakt. 2. Abt. 1895. **5.** p. 681.
Whitting, F. G., On Chlorocystis Sarcophyci — a new endophytic alga. Murray's Phycological Memoirs. 7. 1893.
Wille, N., Algologische Mitteilungen. II. Über eine neue endophytische Alge. Pringsh. Jahrb. 1887. **18.** p. 435.
—— Über die Gattung Gongrosira. Algologische Mitteilungen. VIII. Das. **18.** p. 484.

10. Plankton.

Im Gegensatz zu den Algen des Benthos, die ja häufig riesige Dimensionen erreichen, sind diejenigen des Plankton, d. h. die im Wasser schwebenden Formen außerordentlich klein, makroskopisch kaum sichtbar und in der Regel ein- oder wenigzellig; Volvox-Kugeln sind schon Riesen unter jenen Zwergen. Alle diese kleinen Formen sind Vertreter niederer Algenfamilien. Außer einigen Volvocinen gehören höhere Grünalgen dem Plankton nicht an, von wirklichen Phaeophyceen und von den Florideen sind mir keine Vertreter in der Schwebeflora bekannt. Das ist nicht unverständlich. Wir haben, zweifellos mit Recht, Flagellaten als Anfangsglieder der verschiedenen Algenreihen angesprochen; von diesen leiteten wir alle die seßhaft gewordenen Formen, das Benthos, her, und ich möchte glauben, daß mit der Seßhaftigkeit wie bei den Völkern auch bei den Algen die höhere Entwickelung begann, denn jetzt erst wurde erfordert eine »Stellungnahme« zum Substrat (und damit eine Polarisierung), eine Abfindung mit Wasserbewegung, Licht und anderen Faktoren.

Formen, die nicht zur lebenslänglichen Festheftung gelangten, haben zwar ihre Einzelzellen in mannigfaltiger Weise ausgestaltet und mancherlei Anpassungen gezeitigt, sie sind aber nicht zur Gewebebildung, zur Differenzierung von Basis und Spitze usw. vorgeschritten und damit auf einer relativ niedrigen Stufe zurückgeblieben. Eine weitgehende Gewebediffe-

renzierung verbietet aber auch die schwimmende Lebensweise. Große treibende Formen können eine feste Lichtlage nicht oder nur schwer einnehmen, und so wird der Photosynthese durch ein- oder wenigzellige Organismen, die in jeder beliebigen Stellung volle Durchleuchtung erfahren, am besten gedient. Kleine Organismen nehmen Nährmaterialien aus dem Wasser am leichtesten auf, und ferner sind sie im bewegten Wasser zweifellos im Vorteil gegenüber großen Algen mit vielen Zellen. Letztere bedürfen in den Wellen eines besonderen Festigungsapparates; dieser aber wird gespart, wo sich die Spezies in Einzelzellen auflösen.

Die Anpassung der verschiedenen Familien, Gattungen und Arten an das Planktonleben ist im einzelnen recht mannigfaltig und variabel, deswegen muß ich mich, wie immer, auf die Besprechung gewisser Typen beschränken, und gerade im folgenden Kapitel wird der eingeweihte Leser vielleicht manches Detail vermissen, ich hoffe aber, er wird auch Nachsicht üben, denn die Plankton-Literatur ist weit zerstreut, und die Beobachtungen sind oft in kaum zugänglichen Zeitschriften niedergelegt. Dazu kommt, daß infolge des massenhaft gesammelten Materials die Speziesbeschreibung einen fast erschreckenden Umfang angenommen hat. Ohnehin kommt es uns nur auf die prinzipiell wichtigen Dinge an.

Man hat natürlich schon lange treibende Algen und Tiere beobachtet, aber ein umfangreiches Studium der Planktonten setzte doch erst ein, seit Hensen sich der Sache widmete. Mögen seine Methoden (s. unten) vielleicht nicht so exakt sein, wie er selber glaubte, so ist doch von ihm die Anregung auch zum Studium der Formen ausgegangen. Die Arbeiten von Schütt (Meeresplankton), wie von Apstein (Süßwasserplankton) legen davon Zeugnis ab. An sie reihten sich zahllose andere. Ich nenne bez. des Süßwassers die Untersuchungen von Schröter und seinen Schülern Amberg, Lozéron, Waldvogel usw., diejenigen von Chodat, Schroeder, Schmidle, Lemmermann, Seligo, Borge, Whipple, Forti usw. Eine Zusammenfassung gab Bachmann. Besonders die Arbeit von Schroeter gibt eine nette, wenn auch nicht mehr ganz vollständige Darstellung der Vorkommnisse im Süßwasser-Plankton.

Über Meeresplankton orientieren uns außer Schütt besonders Cleve und Gran, daneben Lohmann, sowie die zahlreichen Berichte von den Terminfahrten der Forschungsdampfer (s. unten).

Soll eine schwimmende oder schwebende Lebensweise andauernd durchgeführt werden, so darf das spezifische Gewicht der fraglichen Organismen resp. Zellen nicht oder doch nicht wesentlich von demjenigen des umgebenden Mediums (Süß- oder Salzwasser) verschieden sein.

Die Ursachen dieser nicht zu bestreitenden Tatsache hat Schütt diskutiert. Er weist zunächst darauf hin, daß Zellwand und Plasma, wie überall, so auch bei den Planktonten spezifisch schwerer sind als das Wasser, und er meint, daß wohl in der Zelle mancherlei andere Substanzen zu finden seien, welche letztere in unserem Sinne leichter machen. Zu solchen, die übrigens nicht ad hoc gebildet zu sein brauchen, gehört das von vielen Diatomeen als Assimilationsprodukt gebildete Öl; vielleicht wirken in anderen Fällen andere Assimilate ähnlich.

Diese Erleichterungen verbinden sich häufig noch mit einer sehr geringen Entwickelung der Zellwand. Sie ist oft außerordentlich dünn, es mangelt nicht selten alle Skulptur, und auch bei den Diatomeen, deren am Grunde lebende Gattungen doch fast immer mit derben Rippen, Kämmerchen usw. stark ausgesteift sind, fehlt, wie Schütt betont, solcher Bau ganz (vgl. Antelminellia, Fig. 588) oder ist doch sehr wenig entwickelt.

W. Ostwald, der überhaupt die Theorie des Schwebens mehrfach diskutierte, macht aber darauf aufmerksam, daß natürlich auch das spezifische Gewicht des Wassers eine Rolle spielen müsse, daß es demnach auf die Differenz des spez. Gewichtes von Wasser und Alge ankomme. Der Organismus wird am leichtesten schweben, wenn beide Größen gleich sind, er wird sinken, wenn die eine, steigen, wenn die andere überwiegt.

Nach Ostwald aber kommt zu diesem Faktor noch die innere Reibung der Flüssigkeiten hinzu, d. h. die Kraft, welche sich der Bewegung ihrer Teile oder Einschlüsse widersetzt. Diese ist von der Temperatur in viel höherem Maße abhängig als das spezifische Gewicht. Setzt man sie bei 0° für destill. Wasser gleich 100, so beträgt sie bei 25° nur noch etwa 50, d. h. ein Körper sinkt in Wasser von 25° doppelt so rasch als in solchem von 0°.

Der Salzgehalt des Meeres sorgt, das ist klar, für eine, wenn auch mäßige Zunahme der inneren Reibung. Das alles kommt besonders in Frage, wenn es sich um eine Ortveränderung von Planktonten in kurzer Zeit handelt, doch hat Ostwald wohl, wie wir schon berichteten, die Wirkungen dieses Faktors für die großen Vegetationsperioden überschätzt.

Mit solchen Eigenarten der Außenwelt findet sich aber der schwebende Organismus nicht bloß durch Regulierung des spezifischen Gewichtes ab, sondern auch dadurch, daß er »Formwiderstände« (Ostwald schafft. Solche sind nach dem Autor besonders bedingt durch die spezifische Oberfläche, d. h. durch das Verhältnis der absoluten Oberfläche zum Volum. Dieser Begriff bringt einfach das in eine Formel, was von Hensen an alle Planktonforscher betont haben: Im Plankton hat die Natur Organismen gezüchtet, welche in der Vergrößerung resp. besonderen Ausgestaltung der Oberfläche ein Mittel gefunden haben, um vermöge dieser ein Absinken auf den Grund zu verhindern. Sie lassen ihre Körperform und die im Wasser gebotenen Widerstände gegen einander wirken, um das Schweben zu erreichen.

Indem wir betonen, daß das Neue an den Ostwald'schen Erörterungen der Hinweis auf die innere Reibung ist, untersuchen wir nun die einzelnen Formen.

Kugelformen.

Bei den im Plankton lebenden Volvocinen, Peridineen usw. finden wir häufig Kugel-, Ei- und Spindelformen, aber auch in anderen Gruppen kehren solche wieder (Sphaeroplankton nach Ostenfeld); ich erinnere besonders an Halosphaera (Fig. 588, *1*), Eremosphaera u. a. Diese Algen bilden ungemein große grüne Zellen von 1—2 mm Durchmesser, die demgemäß schon mit bloßem Auge sichtbar sind (punti verdi der Neapler Fischer). Ihnen reihen sich, wenn auch in etwas anderer Form, Pyrocystis noctiluca, Antelminellia (Fig. 588, *2*) usw. an.

Die Zellform als solche wird in diesen Fällen kaum vor dem Niedersinken schützen. Das Schweben muß wohl in erster Linie durch den Ausgleich des spezifischen Gewichtes bedingt werden. Wenn man nun

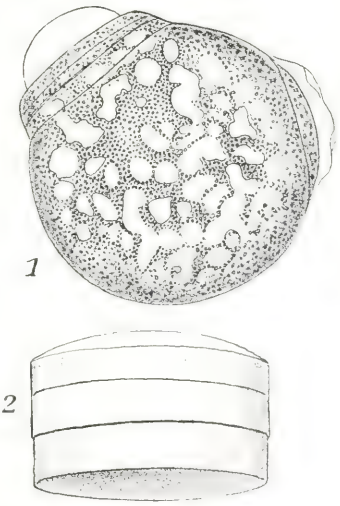


Fig. 588. *1 Halosphaera viridis* n. Gran. *2 Antelminellia gigas* n. Schutt.

auch berücksichtigt, daß in den großen Zellen mit dem relativ dünnen Wandbelag der Zellsaft die Hauptmasse ausmacht, und wenn man sich auch sagt, daß durch Veränderung desselben eine Regulation stattfinden könne, so scheint mir damit keineswegs alles erklärt, weil man die osmotischen Prozesse, die dabei doch wohl tätig sein müssen, nicht im Einzelnen übersieht.

Mit der riesigen Antelminellia ist aber schon auf eine Zellform hingewiesen, die unter den Planktonalgen sehr häufig ist, nämlich auf den *Trommelform.* Trommeltypus, wie ihn Schröder genannt hat; Cyclotellen, Stephanodiscus, auch Melosira und viele andere gehören dazu; und wenn die Höhe der Trommel kleiner und kleiner wird, gelangen wir zu relativ dünnen Scheiben (Diskoplankton, Ostenfeld), die unter den Planktonalgen ebenfalls nicht selten sind.

Sinken schon die bekannten Metallplatten (Münzen usw.) im Wasser langsam ab, so wird das mit den spezifisch leichten Plankton-Trommeln und -Platten erst recht der Fall sein. Vielfach wird die Abwärtsbewegung durch jene Zellformen einfach aufgehoben.

Stabformen. Im Gegensatz zu der Trommel- und Scheibenform steht die bei Planktonalgen nicht seltene Stabform. Ich erinnere nur an viele Synedra-Arten, (**1**, 99) usw. Hier schützt die Form als solche kaum vor dem Hinabsinken auf den Boden, allein die Masse dieser Stäbchen ist meist so gering, daß schon dadurch das Treiben im Wasser ermöglicht wird.

Jene einfachen Zellformen und deren spezifisches Gewicht reichen offenbar nicht immer aus, um die Planktonten an der Oberfläche des Wassers oder in mäßigen Tiefen zu halten. Es sind daher bei den verschiedenen Formen noch zahlreiche Vorkehrungen verschiedenster Art getroffen, um das Verweilen in den oberen Wasserschichten zu erleichtern.

Schwimmer. Zu den, äußerlich wenigstens, einfachsten Mitteln dieser Art gehört die selbsttätige Bewegung durch Cilien, wie sie in der ganzen Volvocinen-Reihe von Polyblepharis bis hinauf zum Volvox selber, bei den ihnen parallel gehenden und analog gestalteten braunen Flagellaten (z. B. Synerypta Volvox, (**1**, 12)) und bei den Peridineen gegeben ist. Auch koloniebildende Flagellaten, wie Dinobryon, reihen sich hier an.

Alle diese Formen sind vermöge ihrer Eigenbewegung nicht bloß imstande, sich an der Wasseroberfläche zu tummeln, sie können auch, je nach Beleuchtung, Temperatur usw. tiefere Schichten aufsuchen, um später nach Bedarf wieder aus letzteren emporzusteigen. Solche Wanderungen sind besonders an Volvox leicht zu verfolgen.

Die Kugel- und Eiform, welche zahlreichen Vertretern der Gruppe eigen ist, erleichtert natürlich die Bewegung im Wasser, doch sind unter den begeißelten Planktonten vielfach auch andere, für das Schwimmen scheinbar unzweckmäßige Gestalten vorhanden. Ich erinnere nur an viele Peridineen, an Gonium, Platydorina usw. Hier handelt es sich um Formen, die durch kräftige Geißeln immer noch gut bewegt und an geeignete Orte hingeschafft werden können, die aber andere Anpassungen dazu erworben haben; wir werden später noch zu berichten haben, daß die Wirkung der Geißeln sehr stark paralysiert werden kann durch andere Ausgestaltungen, welche ebenfalls zu dem Planktonleben in engster Beziehung stehen.

Trotz des eigenartigen Geruches, in den dies Wort sich heute gesetzt hat, kann man die Geißelträger als automobile Formen den anderen Planktonten gegenüberstellen, welche den Mangel selbständiger Bewegung durch spezifische Vorkehrungen anderer Art ausgleichen, um auch ihrerseits monatelang im Wasser suspendiert zu bleiben. Man kann im Gegensatz

zu den Schwimmern mit den Autoren von Schwebern reden, und wir untersuchen nun, wie die Schwebefähigkeit nicht durch vitale, sondern durch rein mechanische Mittel erhöht wird. *Schweber.*

Viele Planktonalgen besorgen dies durch Gallerte, welche einige oder zahlreiche Zellen zu mehr oder weniger regelmäßigen Kugeln, Klumpen usw. vereinigt. Solche Massen treiben dann leicht an der Oberfläche und man könnte wohl von einem Froschlaichtypus reden. *Froschlaichtypus.*

Zu diesem wäre zunächst Phaeocystis Pouchetii Lagerh. zu zählen (Fig. 589), deren unregelmäßige Schleimmassen die Oberfläche nordischer Meere oft in riesenhaften Mengen bedecken.

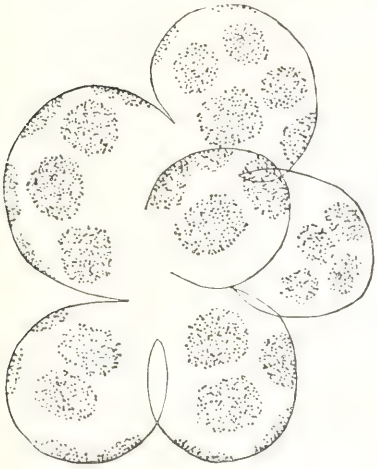


Fig. 589. *Phaeocystis Pouchetii* n. Lagerheim. (Senn.)

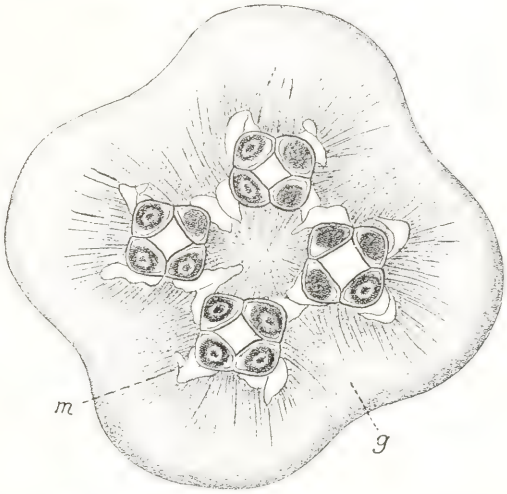


Fig. 590. *Staurogenia Lauterbornii* Schmidle. *g* Gallert *m* Reste der mütterlichen Zellwand n. Schroeder.

Etwas regelmäßiger erscheint die grüne Staurogenia Lauterbornii Schmidle (Fig. 590). Die Zellen derselben weisen eine konstante Anordnung im Zentrum einer weichschleimigen Masse auf, die ihrerseits meistens eine strahlig-fädige Struktur besitzt. Hier reihen sich dann das Dictyosphaerium (**1**, 189), ferner Chodat's Sphaerocystis sowie eine Anzahl anderer Protococcoideen usw. an.

Unter den Diatomeen zeigt nach Schroeter Cyclotella compta var. radiosa ein analoges Verhalten. Die Zellen dieser Alge sind zu 16—32 durch eine zarte Gallerte vereinigt, welche noch von derberen Fäden durchsetzt wird. Nur die letzteren sind in der Fig. 591 angegeben. Manche andere Diatomeen dürften sich anschließen und vielleicht auch Desmidiaceen, z. B. das von Schroeder neuerdings behandelte Cosmocladium saxonicum, das seine in Schleim eingebetteten Zellen noch durch besondere Fäden vereinigt usw. (**1**, 74).

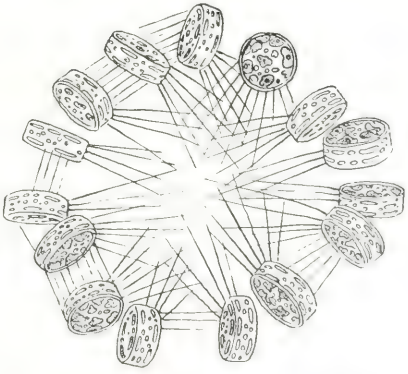


Fig. 591. *Cyclotella compta* n. Kirchner.

Stäbe und Bänder. Viele Planktonalgen vereinigen aber ihre Zellen ohne viel Gallerte zu einfachen Fäden, Stäben und Bändern.

Als einfachste Vertreter dieses Typus kann man wohl Conferven, Hormidien, ja auch viele Spirogyren und andere Zygnemen ansprechen, denn bei vielen von den letztgenannten spielt der kurze bei der Keimung bemerkbare Rhizoidfortsatz nur eine untergeordnete Rolle, die Fäden bilden jene schwimmenden Watten, welche bekanntlich vielfach durch die von ihnen selbst entwickelten Sauerstoffblasen an der Oberfläche festgehalten werden.

Von den Diatomeen schließen sich hier zunächst die Melosiren (**1**, 94) und deren Verwandte an, dann Rhizosolenia-Arten (Fig. 592, *1*), die mit ihren abgeschrägten Enden an einander haften, ferner Pyxilla baltica Hensen (Fig. 592, *2*) und in gewissem Sinne auch Fragilaria u. a. (Fig. 592, *3*).

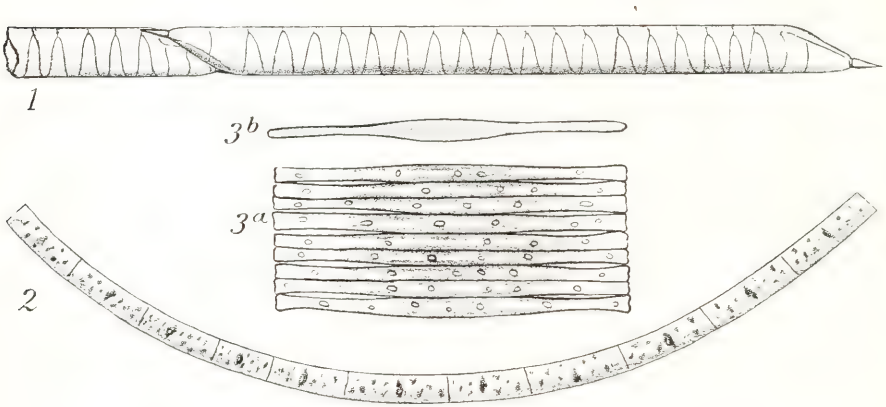


Fig. 592. *1 Rhizosolenia styliformis* n. Schütt. *2 Pyxilla baltica* n. dems. *3 Fragilaria crotonensis* n. Kirchner. *a* Band von der Fläche gesehen, *b* Einzelzelle von der Schalenseite.

Die beiden letztgenannten Gattungen weichen allerdings zusammen mit manchen anderen von den erstgenannten dadurch ab, daß die Querschnitte der Fäden nicht mehr kreisförmig, sondern elliptisch bis fast stabförmig sind (Fig. 592, *3b*), man hat es also zum Teil mit Bändern zu tun.

Bei solchen Fäden und Bändern besteht nun, falls sie völlig starr sind, die Möglichkeit, daß sie durch die Wasserbewegung auf eine der schmalen Seiten, oder kurz gesagt, auf den Kopf gestellt werden und dann rasch zu Boden sinken.

Dem wird im einfachsten Falle durch eine Krümmung vorgebeugt, wie wir sie bei Pyxilla (Fig. 592, *2*) sehen. Jede einzelne Zelle ist bogig gekrümmt und der ganze Faden desgleichen: danach muß das Ganze mit der konvexen Seite nach unten im Wasser schweben und auch nach Bewegungen in diese Lage zurückkehren.

Diese Erscheinungen werden nun von den stabförmigen Einzelzellen repetiert, welche ich oben erwähnte, z. B. ist Thalassothrix longissima Cleve u. Grun. (Synedra Thal.) fast genau so gebogen wie die Pyxilla-Fäden (Fig. 593, *2*), und auch an fast nadelförmigen Ceratium-Arten sind Krümmungen unverkennbar, ja ich möchte glauben, daß es größere Diatomeen aus der Synedra-Gruppe, überhaupt reine Stabformen, soweit sie isoliert im Plankton leben, ungekrümmt kaum gibt.

Die Krümmungen der Rhizosolenia Sigma (Fig. 593, *4*), sowie die seltsame Biegung in der einen Nadel von Rhizosolenia semispina (Fig. 593, *1*) und manches ähnliche haben wiederum den Zweck, eine Vertikalstellung der spitzigen Zellen auf die Dauer zu verhindern. Schütt spricht von

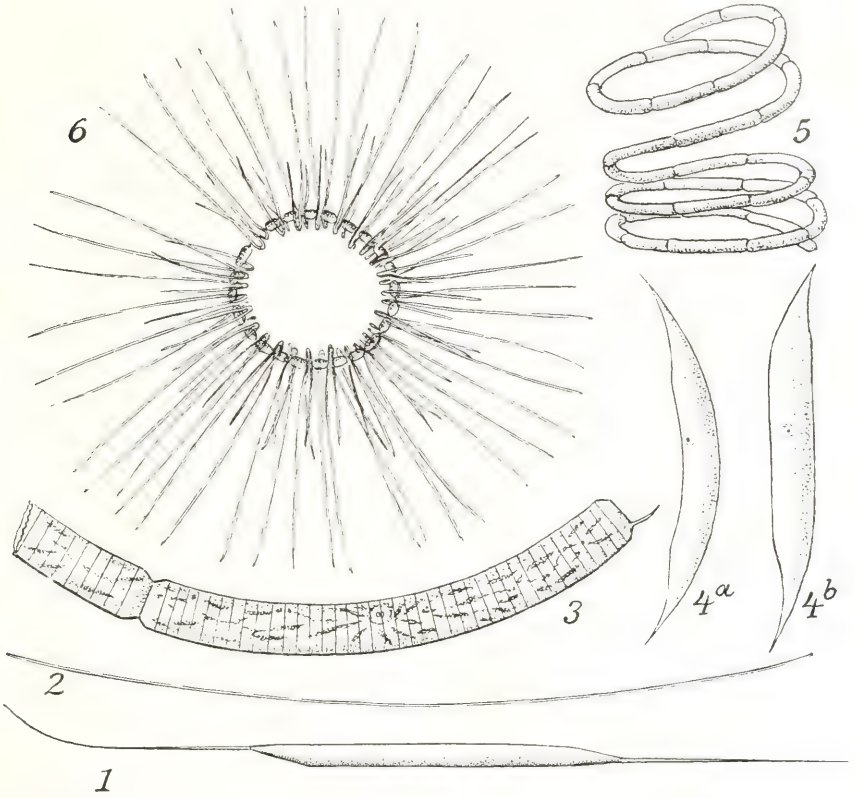


Fig. 593 n. Schütt. *1 Rhizosolenia semispina. 2 Synedra Thalassothrix. 3 Rhizosolenia Stolterfothii*, Ende einer Kette. *4 Rhizosolenia Sigma. 5 Rhizosolenia Stolterfothii*, ganze Kette *6 Chaetoceras secundum*, ganze Kette, von oben gesehen.

einem Steuer, und es ist ja auch wohl klar, daß die gekrümmten Spitzen die Zelle herumdrücken müssen, falls diese eine entsprechend rasche Bewegung abwärts macht. Freilich die mechanischen Momente, die dabei in Frage kommen, bedürfen wohl noch erneuter Prüfung.

Die bogenförmigen Krümmungen der Pyxilla können nun bei Rhizosolenien (z. B. Rh. Stolterfothii, Fig. 593, *3*, *5*) in schraubige Windungen übergehen, die völlig starr sind und demgemäß dem Wasser beim Hinuntersinken ziemlichen Widerstand entgegenbringen. Chaetoceras secundum (Fig. 593, *6*,

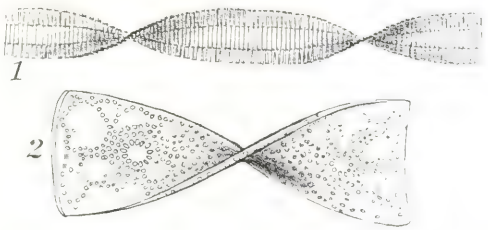


Fig. 594. *1 Fragilaria* n. Schroeter. *2 Streptotheca* n. Schütt.

auf das wir noch zurückkommen, verhält sich ähnlich, und eine analoge Deutung müssen auch wohl die schraubig gewundenen Bänder mancher Diatomeen (Fragilaria, Fig. 594, *1*, die »gedrehten« Fäden von Desmidium (**1**, 72, die gekrümmten Scheiben von Platydorina (**1**, 151) und die gewundenen Zellen der als Diatomee noch zweifelhaften Streptotheca (Figur 594, *2*) erfahren.

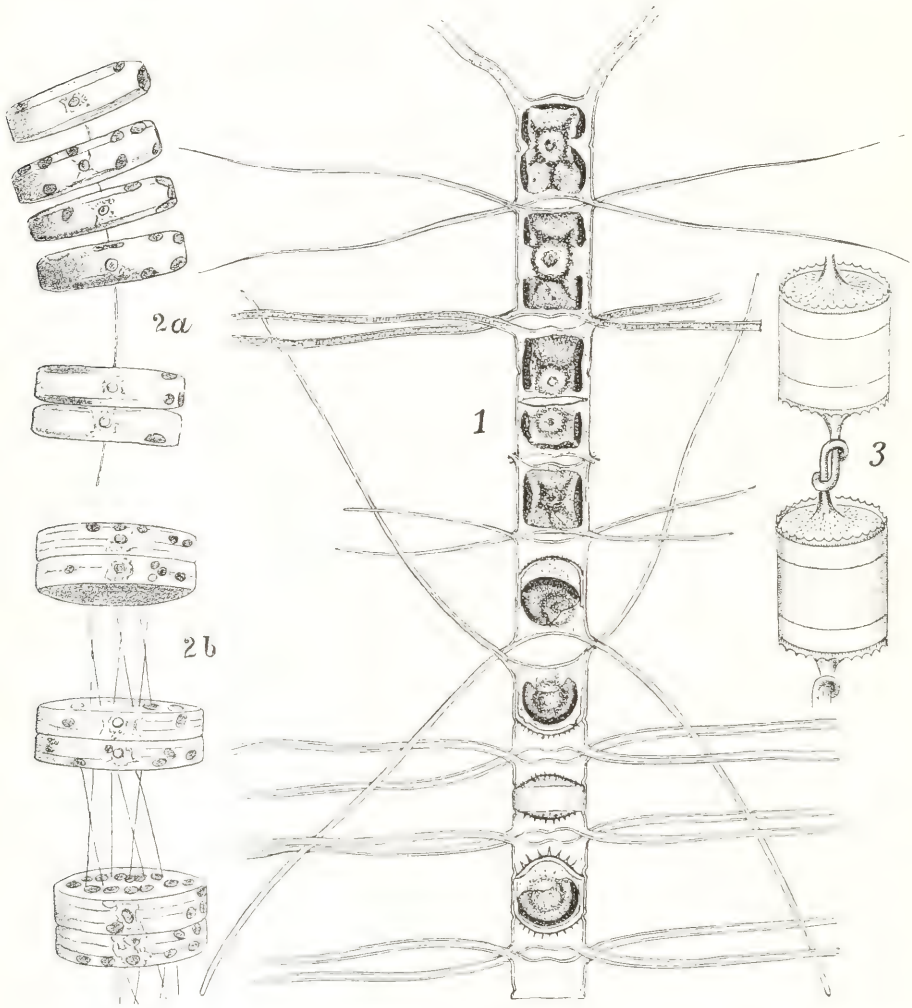


Fig. 595. *1 Chaetoceras spec.* n. Schütt. *2a Thalassiosira Clevei* n. Gran. *2b Coscinodiscus polychordus* n. Gran. *3 Syndetocystis barbadensis* n. Smith.

Die Gefahr des Absinkens bei Vertikalstellung besteht bei den Fäden, von welchen wir reden, nur solange, als dieselben starr sind; bei biegsamen Fäden kann davon kaum die Rede sein. Wir sehen deshalb bei
Ketten. den Diatomeen häufig Ketten an Stelle jener treten.

Die Schwester- resp. Nachbarzellen, welche z. B. bei Melosira fest vereinigt sind, lösen sich in anderen Fällen aus dem Verbande, bleiben

aber sekundär mit einander verbunden. Die Verknüpfung kann einfach durch Gallertfäden erfolgen, deren bei Coscinodiscus-Arten mehrere (Fig. 595, 2^b), bei Thalassiosira aber nur einer vorhanden zu sein pflegt (Fig. 595, 2^a); in anderen Fällen reichen auch Tabellaria u. a.) kurze Gallertpölsterchen aus, die dann auch die bekannten Zickzackketten herbeiführen helfen.

Sehr standhaft dürften solche Verbindungen nicht sein, wo diese verlangt werden, muß die Membran resp. deren Fortsätze mithelfen. Bei Chaetoceras z. B. sind es die von den Schalen seitwärts schräg ausspreizenden Hörner, welche über einander greifen und so (in einer im Einzelnen wohl nicht immer klaren Weise) für den Zusammenhalt sorgen (Fig. 595, *1*). Bei anderen Diatomeen besorgen das Fortsätze, welche von der Schalenmitte ausgehen; bei Syndetocystis greifen dieselben Fig. 595, *3* hakig in einander, und das ist die vollkommenste Einrichtung, welche mir in dieser Beziehung bekannt ist. Über manche andere möge man in den Diatomeenhandbüchern nachschauen und auch die Planktonliteratur vergleichen.

Netze.

An die Schrauben der Rhizosolenia Stolterfothii lassen sich wohl die hohlkugeligen Coelastrum-Arten und ähnliches anknüpfen.

Bei Coelastrum reticulatum sind es Membranfortsätze, welche die grünen Kugelzellen zu einer runden Gruppe vereinigen, und bei Coelastrum proboscideum (Fig. 596) sorgen Verlängerungen der Zellen selber für eine Kombinierung zu einem Hohlnetze; solches kehrt bei Hydrodictyon in ganz ähnlicher Weise wieder. Daß bei letzterem das Gesamtnetz mehr Schlauchform hat, tut nichts zur Sache. Die Anpassung ist klar. Die Netzform sorgt für allseitige Umspülung der Zellen, aber andererseits hemmt sie das Absinken vermöge des Filtrationswiderstandes der Maschen. Eine Vollkugel aus Zellen der gleichen Art wie die vorliegenden zusammengesetzt, würde wohl unfehlbar in kürzester Zeit auf den Boden der Gewässer »abstürzen«.

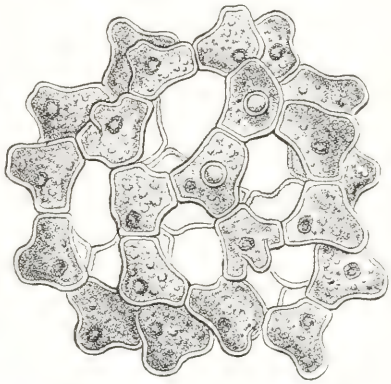


Fig. 596. *Coelastrum proboscideum* n. Senn.

Natürlich brauchen die Netze nicht immer so regelmäßig zu sein, wie in den erwähnten Fällen, unregelmäßigere Ballen, wie bei Botryococcus, spielen eine ähnliche Rolle und vielleicht sogar die Buschform des Dinobryon (**1**, 12). Mögen auch in erster Linie die Cilien ihre Schuldigkeit tun, die kombinierten Becher sind jedenfalls auch ein Hemmnis für das Hinuntersinken.

Solchen Gitterkugeln reihen sich dann von selber die Gitterscheiben an, wie wir sie z. B. bei Pediastrum clathratum Lemm. (Fig. 597, *3*) vorfinden, und diese führen leicht hinüber zum Staurastrum bracchiatum (Fig. 597, *2*) und weiter zu allen jenen Planktonten, welche durch Ausbildung zahlreicher starrer Borsten und Stacheln Chaetoplankton, Ostenfeld ihre Schwebefähigkeit erhöht haben. Vertreter der letzteren Gruppe sind ungemein häufig; ich greife nur die auffallendsten Beispiele heraus. Die Protococcoidee Golenkinia (Fig. 598, *1*) schließt sich wohl am leichtesten an Pediastrum an. Die wenigzellige, durchbrochene Scheibe ist am Rande mit riesigen Stacheln bewehrt. Mit dieser Form leicht vergleichbar ist

Chaeto-plankton.

Stephanodiscus Hantschianus Grun. (Fig. 598, *2*), dessen Haarfortsätze nach allen Richtungen aus einander starren. Mit SCHROEDER hier von einer Art Fallschirm zu reden, ist schon angängig, allein weit typischere Gebilde dieser Art werden wir alsbald kennen lernen. Vorher weise ich noch auf die oft abenteuerlich gestalteten Ceratien (Fig. 599) mit ihren seltsamen Horn- oder Borstenfortsätzen, sodann auf manche Rhizosolenien usw., auf Bacteriastrum (Fig. 61, 1, 95) und auf die zahlreichen Arten der Gattung Chaetoceras (Fig. 593, *6*) hin, die im Plankton gewisser Meere

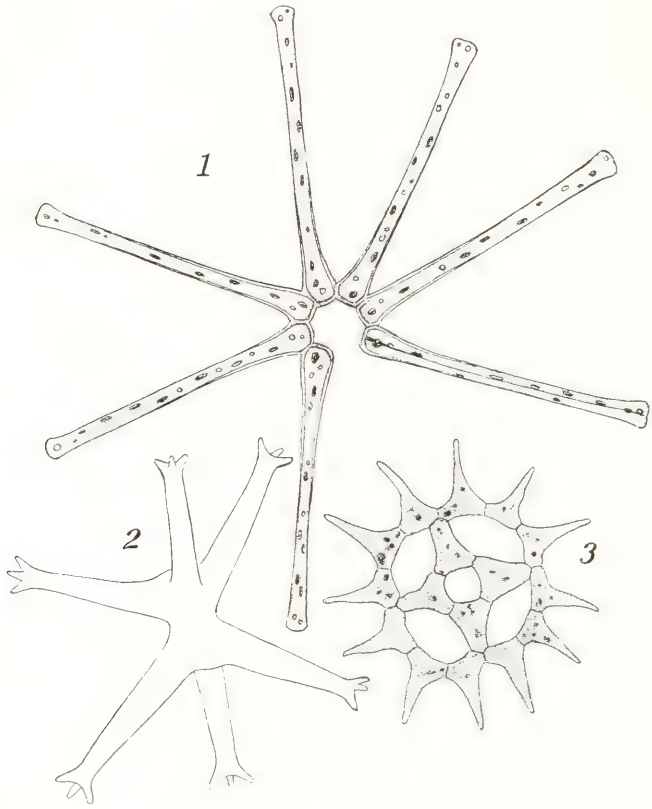


Fig. 597. *1 Asterionella gracillima* n. SCHROETER. *2 Staurastrum bracchiatum* n. BORGE. *3 Pediastrum clathratum* n. dems.

ungemein reichlich vertreten sind. Unter ihnen zeigt Chaet. secundum die weitest gehende Anpassung insofern, als nicht bloß zahlreiche Borsten vorhanden sind, sondern auch außerdem noch die schraubige Einrollung des ganzen Fadens, welche wir auf S. 343 beschrieben haben. Unter solchen Umständen scheint ein Absinken fast unmöglich.

Das gleiche gilt wohl für Chrysosphaerella (Fig. 600). Hier kombinieren sich lange Stäbe mit Geißeln, beide Organe stempeln die Kolonie zu einem ungemein vollkommenen Plankton-Organismus.

Eine analoge Doppelanpassung findet sich auch bei der schönen Meeresdiatomee Gossleriella tropica (Fig. 601); hier ist die Zelle nicht bloß ganz

dünn, scheibenförmig, sie trägt auch einen dichten Kranz langer Stacheln, der natürlich seine Wirkung nicht verfehlt.

Wir sprachen schon oben von Fallschirmen. In besonderer Weise sind solche häufig in Gestalt zarter Häute entwickelt, mögen dieselben aus Gallerte, aus zelluloseähnlicher oder aus Kiesel-Masse bestehen. *Fallschirme*

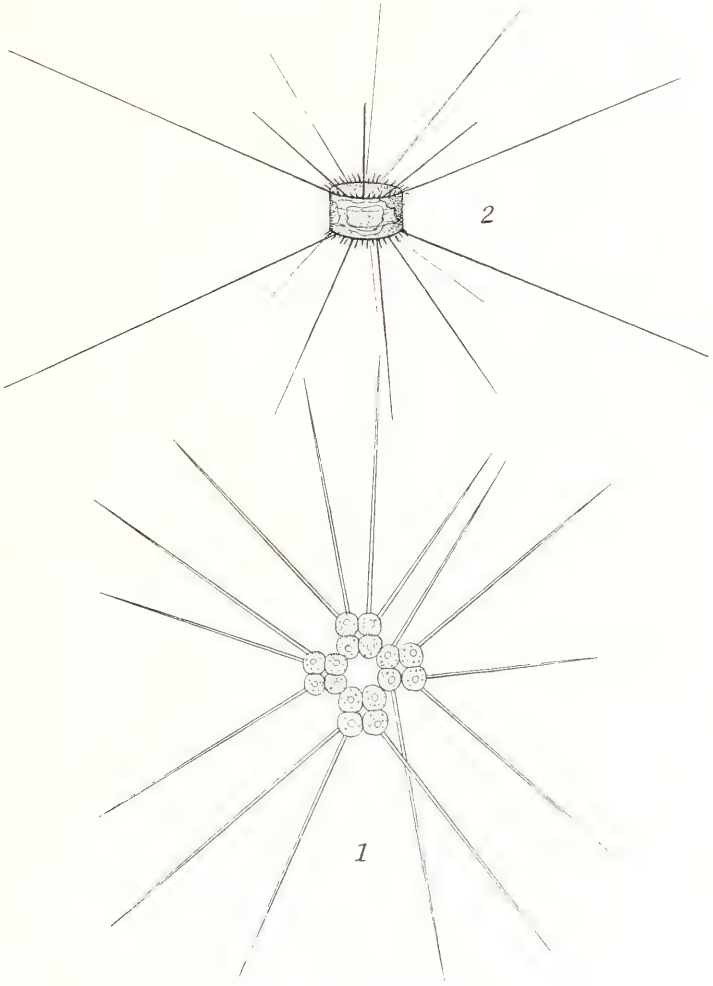


Fig. 598 n. Schroeder. *1 Golenkinia fenestrata* Schroed. *2 Stephanodiscus Hantschianus* Grun.

Die Stäbchen der Asterionella gracillima Hub. sind zu 6—10 an ihrem etwas verdickten Ende durch Gallertfüße zu sternförmigen Gebilden vereinigt (Fig. 597, *1*), das beschrieb schon Schröter. Voigt aber zeigte, daß sich zwischen den radiär gestellten Frusteln Gallerthäutchen wie ein Schirmbezug ausspannen. Die Gallerte läßt in der Schirmmitte eine Öffnung, sie ist von derberen (plasmatischen?) Fäden durchzogen, welche die Stäbchen in tangentialer Richtung verbinden. Auch bei den

Zickzackketten der Tabellaria fenestrata spannt sich nach Schroeder eine Gallerthaut in den Winkeln zwischen den Einzelzellen aus (Fig. 114, 1, 115).

Die Gallerthäute sind sehr empfindlich, derbere Schirme aus fester Membran besitzen die vielbesprochene Diatomee Planktoniella Fig. 602 und die Peridinee Ornithocercus (Fig. 603).

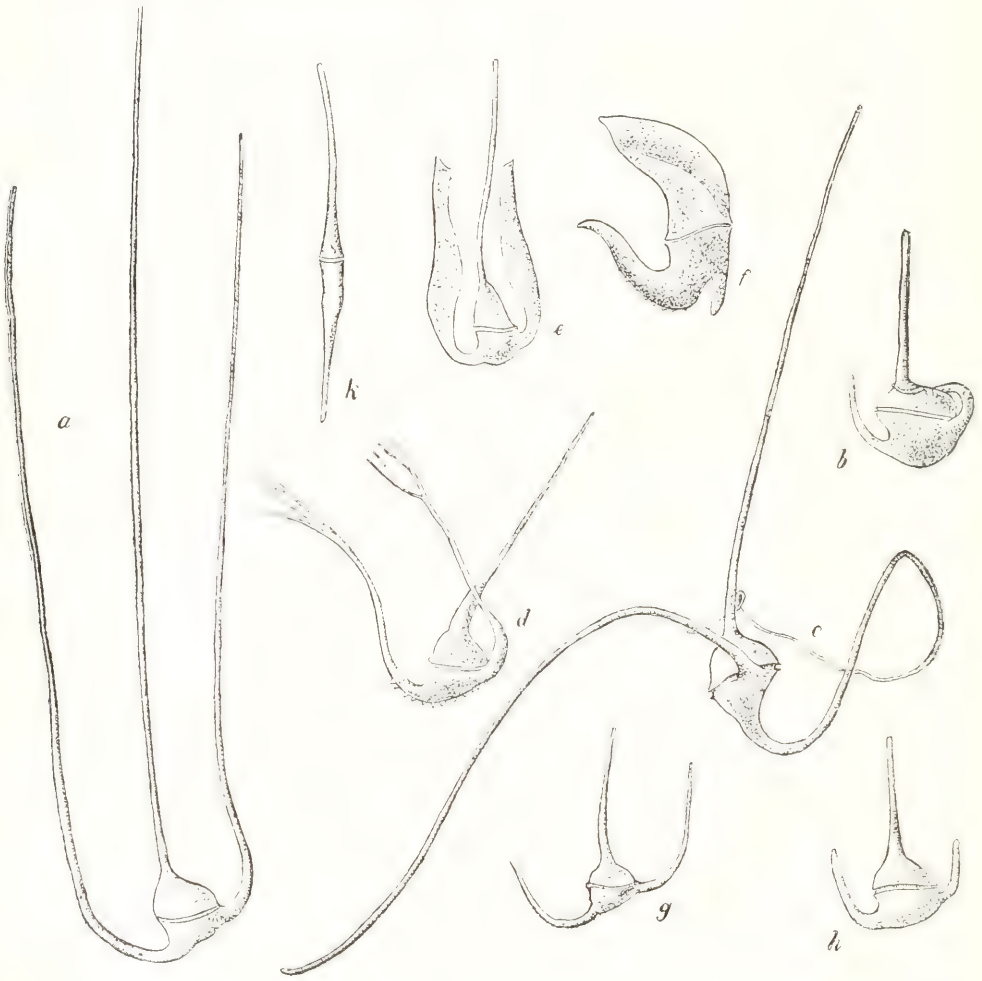


Fig. 599 n. Schütt (Schimper). Planktontypen aus der Gattung *Ceratium*.

Erstere besitzt ganz flache Zellen, und diese sind umgeben von einem breiten dünnmembranösen Rande, welcher in der »raffiniertesten« Weise durch radiäre »Streben« ausgesteift ist. Ornithocercus hat meistens einen wiederum mannigfach gestützten doppelten Fallschirm Fig. 603, welcher am Oberende der Zellen angebracht ist. Diese hängen also gleichsam an ihm. Dazu kommt noch eine in der Längsrichtung der Zelle ausgespannte Haut (vgl. auch 1, 39), welche einem Kiel oder Schiffsschwert gleich offenbar dazu dient, das Ganze in der richtigen Lage zu erhalten.

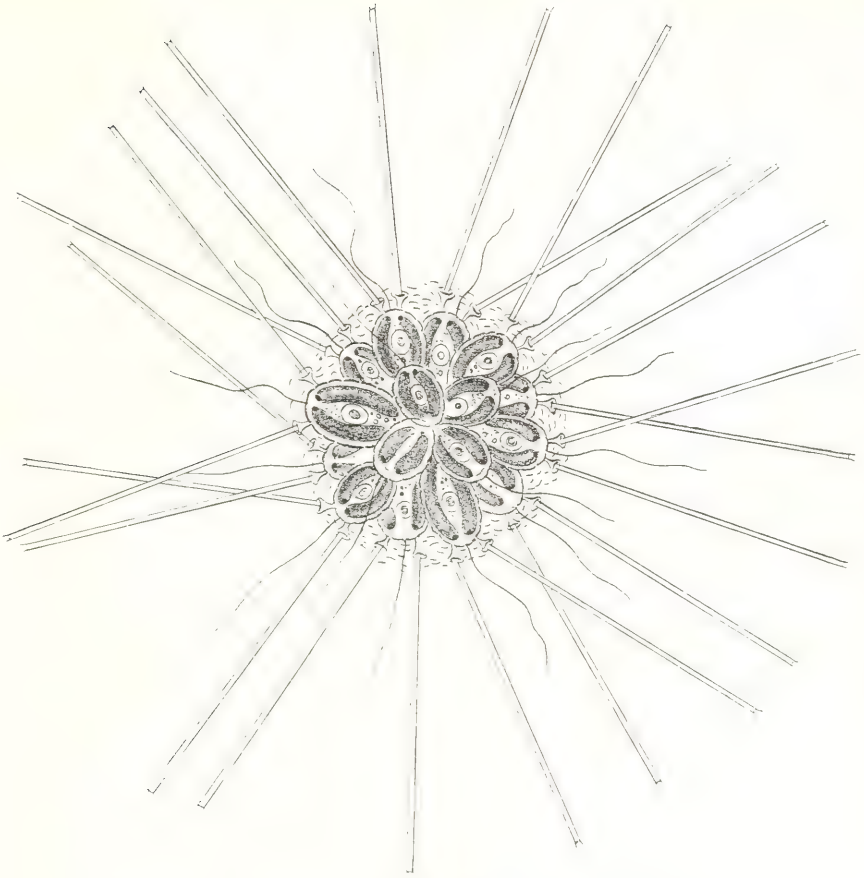


Fig. 600. *Chrysosphaerella longispina* Lauterb. n. Lauterborn.

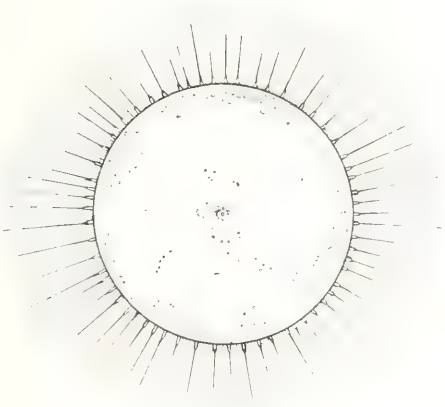


Fig. 601. *Gosleriella tropica* n. Schütt.

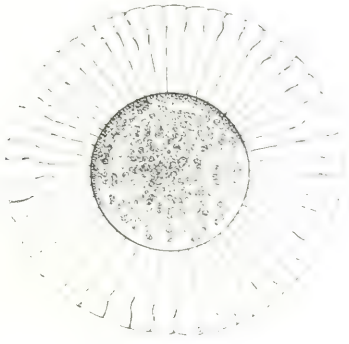


Fig. 602. *Planktoniella Sol.* n. Schütt.

Diese scharf ausgeprägten Einrichtungen, wohl die schönsten, welche bei Planktonorganismen vorkommen, sind in schwächerem Maße schon bei anderen Peridineen (**1**, 36ff. vorhanden, nur bei relativ wenigen aber haben sie sich zu solcher Vollkommenheit entwickelt. Freilich dürften auch Nachteile damit verbunden sein, denn ob es bei einem Ornithocercus mit der aktiven Beweglichkeit besonders gut bestellt ist, mag billig bezweifelt werden, wenn man andererseits auch annehmen darf, daß die Geißeln imstande sind, das Ganze in der Richtung des Schwertfortsatzes zu bewegen.

Fig. 603. *Ornithocercus splendidus* n. Schütt von der Bauchseite gesehen.

Wir haben hier offenbar eine analoge Einrichtung, darauf weist Schütt hin, wie bei manchen Vögeln, bei welchen die Fähigkeit zu fliegen reduziert ist zugunsten anderer Bewegungsformen.

Das Plankton des Süßwassers von dem des Seewassers getrennt zu behandeln, schien durchaus überflüssig, denn die Anpassungen sind trotz der verschiedenen Konzentration beider Medien durchaus übereinstimmend; und wenn uns verschiedene Formen vorliegen, sind wir nicht imstande, a priori zu sagen, ob der betreffende Organismus an das Treiben im Meer oder in Landseen usw. angepaßt ist.

Alle Anpassungen der Planktonten aber laufen hinaus auf eine »Erleichterung« gegenüber dem Wasser. Zu dem Zweck wird das spezifische Gewicht tunlichst herabgesetzt und außerdem die Oberfläche vergrößert, das ist die Quintessenz aller Einrichtungen, die wir dem Leser vorgeführt haben, und das braucht nicht weiter diskutiert zu werden (s. oben).

Dagegen ist es wohl nicht unzweckmäßig, noch zu betonen, daß nicht bei allen Planktonalgen die schwimmende und schwebende Lebensweise gleichmäßig durch alle Entwickelungsstufen andauert, und deshalb kann man mit Häckel u. a. Holoplanktonten und Meroplanktonten unterscheiden. Zur ersten Gruppe rechnet man zahlreiche Diatomeen, Peridineen usw., welche keinerlei Dauerstadien bilden. Von ihnen bleibt stets eine gewisse Zahl von Zellen auch in der schlechten Jahreszeit erhalten. Die zweite Gruppe wird in erster Linie durch die Volvocineen u. a. repräsentiert, Algen, welche periodisch Dauerstadien bilden. Solche sinken auf den Boden und demgemäß bevorzugt das Meroplankton vielfach seichtere Wässer, während das Holoplankton den Meeren in erster Linie eigen ist. Doch ist dies, wie u. a. Chaetoceras mit seinen Dauerzellen zeigt, kein unabänderliches Gesetz. Ohnehin ist auch die Trennung in jene beiden Gruppen keine ganz scharfe, ja nicht einmal Plankton und Benthos lassen sich prinzipiell scheiden, erfreuen sich doch zahlreiche höhere, festsitzende Algen vorübergehend einer planktontischen Lebensweise.

Literatur.

Amberg, O., Beiträge zur Biologie des Katzensees. Diss. Zürich 1900.
Apstein, C., Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel u. Leipzig. 1896.
Bachmann, H., Zusammenfassendes Referat. Bot. Ztg. 1903. **61.**

Borge, O., Schwedisches Süßwasserplankton. Botaniska Notiser 1900.
Chodat, R., Nouvelles recherches sur la flore pélagique. Arch. des sc. phys. et nat. Genève 1897.
—— Etudes de biologie lacustre. Bull. de l'herb. Boiss. 1897. **5.** p. 289.
—— Algues vertes de la Suisse. Bern 1902.
Cleve, P. T., Treatise on the Phytoplankton of the Atlantic and its tributaries, and on the periodical changes of the Plankton of Skagerrak. Upsala 1897.
—— Planktonundersökningar. Redog för de Sv. Hydrogr. Unders. Aren 1893—94.
Forti, A., Zahlreiche Mitteilungen über Diatomeen usw. seit 1896. In: Nuova Notarisia; Boll. della soc. bot. Ital.; Atti del R. Ist. Veneto; Nuovo Giorn. bot. Italian.
Gran, H. H., Diatomaceae. Silicoflagellata and Cilioflagellata. The Norwegian North-Atlantic Exped. Botany; Christiania 1897.
Hensen, V., Über die Bestimmung des Planktons usw. Ber. d. Komm. z. Erf. d. deutschen Meere. 1887. **5.**
Lagerheim, G. v., Über Phaeocystis Poucheti. Eine Plankton-Flagellate. Sv. Vetensk. Akad. Öfvers. 1896. p. 277.
Lemmermann, E., Resultate einer biologischen Untersuchung von Forellenteichen. Forsch.-Ber. aus d. Biol. Stat. Plön. 1897. **5.** p. 67, sowie 1898 usw. Dazu: Arbeiten in: Ber. d. d. bot. Ges. 1900—1903.
Lozéron, H., La repartition verticale du Plankton dans le lac de Zurich. Diss. Zürich. 1902.
Ostenfeld, C. H., Phytoplankton from the sea around the Faeroes. Botany of the Faerøes. 1903. **2.**
Ostwald, W., Zur Theorie des Planktons. Biol. Zentralbl. 1902. **22.** p. 596ff.
—— Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie. Forschungsber. biol. Station Plön. 1903. **10.**
—— Zur Theorie der Schwebevorgänge usw. Archiv f. d. ges. Physiologie 1903. **94.**
—— Theoretische Planktonstudien. Zoolog. Jahrb. 1903. **18.**
Schmidle, W., Beiträge zur Kenntnis der Planktonalgen. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 144.
Schroeder, B., Cosmocladium saxonicum de By. Ber. d. d. bot. Ges. 1900. **18.** p. 15.
—— Das Plankton der Oder. Das. 1897. **15.** p. 482.
—— Planktonpflanzen von Seen von Westpreußen. Das. 1899. **17.** p. 156.
Schroeter, C., Die Schwebeflora unserer Seen (Das Phytoplankton). Neujahrsbl., herausg. v. d. naturf. Ges. in Zürich 1897.
—— u. Kirchner, O., Die Vegetation des Bodensees. Bodensee-Forschungen. 9. Abschnitt. 1896.
Schütt, F., Analytische Plankton-Studien. Ziele, Methoden und Anfangsresultate usw. Neptunia 1892.
—— Das Pflanzenleben der Hochsee. Kiel u. Leipzig 1893.
—— Arten von Chaetoceras und Peragallia. Ein Beitrag zur Hochseeflora. Ber. d. d. bot. Ges. 1895. **13.** p. 35.
Seligo, A., Untersuchungen in den Stuhmer Seen. Nebst einem Anh.: Das Pflanzenplankton preuß. Seen. Von Bruno Schroeder. Herausg. vom westpreuß. bot.-zoolog. Ver. u. vom westpreuß. Fischerei-Ver. Leipzig 1900.
—— Hydrobiologische Untersuchungen. I. Zur Kenntnis der Lebensverhältnisse in einigen westpreußischen Seen. Schr. d. Nf. Ges. in Danzig. 1890. **7.** p. 43.
Voigt, M., Über eine Gallerthaut bei Asterionella gracillima Heib. und Tabellaria fenestrata Kütz., var. asterionelloides Grun. und ihre Beziehung zu der Gallerte der Foraminiferen, Heliozoen und Radiolarien. Zeitschr. für angew. Mikrosk. **7.** p. 39.
—— Über Gallerthäute als Mittel zur Erhöhung der Schwebfähigkeit bei Planktondiatomeen. Forschungsber. biolog. Station Plön. 1901. **7.**
Waldvogel, Das Lautikerried und der Lützelsee. Diss. Zürich 1900.
Whipple, G. C., Some Observations on the growth of Diatoms in surface waters. Technology Quarterly 1894 und zahlreiche Arb. in Journ. of the New England water works Assoc. 1895. **9.** 1896. **11.** 1899. **14.** usw.

11. Algen außerhalb des Wassers.

Wie Meerestange aus der See in das Süßwasser übergingen, so sind auch manche Algen aus ihrem eigentlichen Element ausgewandert und auf das Land emporgestiegen.

Den Übergang zu typischen Landbewohnern bilden hier wie überall amphibische Formen, und zu solchen kann man wohl die vielen Protococcaceen, event. auch Fadenalgen zählen, welche durch das Austrocknen von Seen, Tümpeln, Gräben und anderen Gewässern auf sandigen oder schlammigen Boden geraten und auf diesem durchaus normal weiter leben. Sie sind es dann auch, welche auf Wald-, Acker- und Gartenboden gelangen und von diesen aus feuchte Mauern und Felsen, Blumentöpfe und vieles andere besiedeln. Daß sie dabei ferner auf modernde Blätter, faulende Baumstämme übergehen, ist ebensowenig verwunderlich wie ihr Erscheinen auf zahlreichen Gewächshauspflanzen, auf welche sie teils vom Boden aus, teils durch das zum Besprengen verwandte Wasser übertragen werden. Im letzten Fall können sie einen gewissen Schaden stiften; Maurizio, der unter Berücksichtigung älterer Literatur diese Dinge studierte, weist aber mit Recht darauf hin, daß es sich hier nicht um spezifische Epiphyten handelt: wenn auch einmal ein Eindringen in Spaltöffnungen usw. vollzogen wird, so erscheint das meistens als etwas Zufälliges.

Von den erwähnten Substraten, die einen relativ hohen und konstanten Feuchtigkeitsgehalt besitzen, sind nun manche ein- und wenigzellige Algen an Standorte gelangt, deren Feuchtigkeit geringer und vor allem starkem Wechsel unterworfen ist. So haben sich Pleurococcen, Hormidien, Chlorellen, Protococcen und wie sie sonst noch heißen mögen, auf Baumrinden, Felsen, Gemäuer usw. begeben, welche sie, wie jedermann weiß, oft mit einem dichten grünen Mantel einhüllen. Solche Algen sind imstande, längere Zeit auszutrocknen, und zwar ohne weiteres, es bedarf dazu keiner Verdickung der Membran oder irgend einer anderen Vorbereitung, wie sie sonst (etwa durch Aufspeicherung von Öl usw.) häufig sind. Sie behalten dabei, wenn sie auch etwas verblassen, ihre grüne Farbe und wachsen bei erneuter Wasserzufuhr direkt weiter. Wie lange im schlimmsten Falle größere Wasserquanta entbehrt werden können, läßt sich nicht genau angeben. Schröder fand, daß Pleurococcus im lufttrockenen Zustande 20 Wochen, Hormidium parietinum und Cystococcus humicola 16 Wochen am Leben blieben. Vielleicht ertragen andere Arten noch etwas mehr. Für normale Verhältnisse genügt jedenfalls die angegebene Zeit, da wohl selten der Regen an den in Frage kommenden Standorten so lange ausbleibt. Fällt dieser, so kann man Baumrinden, Dächer und Mauern ganz rapide frisch ergrünen sehen.

Solange die Algen des Erdbodens und der Baumstämme sich auf mäßig feuchtem Substrat befinden, pflegen sie sich alle nur durch unbewegliche Zellen zu vermehren (Teilung, Aplanosporen), erst wenn sie mit reichlichem Wasser benetzt werden, sind einige von ihnen, z. B. Hormidium, imstande, Zoosporen zu bilden; anderen ist aber diese Fähigkeit völlig abhanden gekommen, sie bilden nur Fortpflanzungszellen, welche passiv beweglich sind, und eine solche Vermehrung entspricht ja auch dem Leben auf dem Lande, der Verbreitung durch die Luft mit Hilfe des Windes usw. weitaus mehr als die Schwärmerbildung, denn automobile Zellen setzen stets reichlichen Wasservorrat voraus, und dieser ist es ja gerade, der häufig fehlt.

Biologisch schließen sich hier die landbewohnenden Schizogonien und Prasiolen aufs engste an, auch sie bilden ja keine beweglichen Fortpflanzungszellen, und außerdem sind sie ebenfalls gegen Austrocknung ziemlich unempfindlich.

Etwas weniger resistent in ihren vegetativen Zellen dürften andere Auswanderer aus dem Wasser, z. B. die Desmidiaceen sein, welche an feuchten Felsen, auf Torf- und Sumpfboden Gallertpölsterchen bilden. Allein sie wagen sich auch niemals so weit auf wirklich trockene Standorte vor, dazu haben sie in den Gallerthüllen ein Mittel, um Wasser zu speichern und die Verdunstung herabzusetzen. Trockenperioden endlich überstehen sie mit Hilfe von Dauerzygoten, die sehr widerstandsfähig sind.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier im Anschluß an die erwähnten Desmidiaceen auch auf solche Algen hinzuweisen, welche zwar im Wasser vegetieren, aber in Luft eine Ruheperiode durchmachen. Das sind in erster Linie die Bewohner von Regenpfützen und ähnlichen Wasserbehältern, die sich rasch mit Wasser füllen, solches aber meistens langsam (durch Verdunstung) verlieren. Hierher gehören besonders die Haematococcen, ferner Stephanosphaera, Euglena, event. auch Volvox. Sodann dürfte auch Sphaeroplea rasch austrocknende Tümpel nicht verabscheuen, desgleichen manche Desmidiaceen, Diatomeen und andere. Mit Ausnahme der letzten Gruppe bilden die genannten Formen alle Dauerzygoten oder andere Dauerformen, wenn das umgebende Wasser sich stark vermindert. Letztere beherbergen fast sämtlich Hämatochrom, jenen Körper, der nach allem, was wir heute wissen, in stark belichteten Zellen eine Rolle spielt und mutmaßlich einen Schutz gegen intensive Besonnung darstellt. Dieser aber dürfte nützlich sein, wenn auch in manchen Fällen die fraglichen Dauerzellen von den mit ihnen eintrocknenden Unsauberkeiten, Bodenbestandteilen usw. verdeckt werden.

Nach völliger Austrocknung werden solche Zygoten mit Staub durch den Wind verbreitet. Sie sind sehr widerstandsfähig und können mehrere Jahre trocken liegen; daher sind auch ältere und neuere Angaben, wonach »Herbarmaterial« durch Übergießen mit Wasser »wiederbelebt« wurde, nicht wunderbar. Schroeder hat einiges darüber zusammengestellt und auch die Frage erörtert, ob für diese Algen die Austrocknung notwendig ist. Er bejaht dieselbe auf Grund der Literaturberichte und eigener Versuche. Tatsächlich scheint es, daß während der Trockenperiode eine Ausreifung der Dauerzellen stattfindet, und daß die Keimung um so leichter vor sich geht, je gründlicher die erstere erfolgt war. Chlorogonium euchlorum z. B. keimt nach einjähriger Trockenheit viel besser als nach dreiwöchentlicher. Gerade bei alten Zygoten erfolgt die Keimung nach der Benetzung ungemein rasch, oft fast explosionsartig, und so kann es nicht wundernehmen, daß die goldenen Schüsselsteine«, wie der Riesengebirgler die Felslöcher nennt, welche Millionen von gelben Zygoten der Volvocinen beherbergen, nach einem Regen plötzlich ergrünen.

Die erwähnten Diatomeen haben wohl zum großen Teil keine besonderen Dauerzustände, doch dürften sie vielfach direkt austrocknungsfähig sein und so einen Transport mit Staub ertragen.

Wir greifen noch einmal auf amphibische Algen zurück und erwähnen fädige Formen, speziell Vaucherien. Besonders von Vauch. terrestris ist seit langem bekannt, daß sie auf feuchten Äckern, mäßig beschatteten Wegen, in Gewächshäusern, auf Blumentöpfen, Koksstücken usw. vorkommt. Sie überzieht diese in Form spinngewebeartiger Netze, aber sie gedeiht auch völlig untergetaucht in Wasser und bildet dann lockere Rasen oder

Watten«. Andere Vaucheria-Arten (sessilis usw.) können sich ähnlich verhalten, und es ist keine seltene Erscheinung, daß Wasser-Vaucherien durch Austrocknen von Gräben, Tümpeln usw. aufs Trockene gesetzt werden, um hier leicht weiter zu wachsen.

Solche Vaucherien entsenden auch gelegentlich Rhizoiden in den Erdboden, und insofern bilden sie einen Übergang zu Botrydium und Protosiphon, die, völlig zu Landalgen geworden, sich mit Hilfe farbloser Wurzeln im Substrat festheften.

Analog zahlreichen höheren Landpflanzen sind sie imstande, zeitweilig alle oberirdischen Teile verschwinden zu lassen. Wir schilderten in **1**, 27, wie sie bei ungünstiger Witterung alles Protoplasma in die unteren wurzelähnlichen Teile überführen und hier zahlreiche Portionen desselben mit derber Membran umgeben, um so bessere Zeiten abzuwarten. Tropfbar flüssiges Wasser scheint für unsere beiden Algen nur unerläßlich zu sein, wenn es sich um die Schwärmerbildung handelt, und das ist ja auch ohne weiteres begreiflich.

Noch weniger auf Umspülung durch Wasser angewiesen ist Oedocladium protonema, unweigerlich die höchst entwickelte unter den bekannten Erdalgen. Wir haben in **1**, 215 die aufrechten assimilierenden Sprosse geschildert, dazu die wurzelartigen Gebilde, welche den Boden durchziehen, und endlich die Knollen, dazu bestimmt, Reservestoffe zu speichern und zu überwintern.

Schon vor Stahl hatte Iwanoff ein Stigeoclonium terrestre beschrieben, das bei Keimung der Zoosporen einen kriechenden, einen aufrechten und einen »Erdsproß« liefert.

Solche Einrichtungen kann aber nur das Leben in einem Substrat zeitigen, das nicht bloß leicht durchwachsen wird, sondern auch Nährmaterial liefert. Wo größere Algen unter Übergang von Wasser in Luft auf Gestein, Rinde usw. geraten, müssen natürlich die Anpassungen etwas andere werden. Zunächst kann wieder auf einen gelegentlichen Übergang derart hingewiesen werden.

Manche Meeresalgen gedeihen bekanntlich an Gestein usw. über dem Niveau des Wassers, sie leben von dem, was bei Wellenbewegung und Brandung zu ihnen emporspritzt. Unterbleiben bei flauem Wind die »Spritzer«, so sterben jene Tange nicht gleich ab, vielmehr halten sie sich einige Zeit frisch mit Hilfe von Wasser, das zwischen schwammig verflochtene Fäden oder in Gallerte aufgesogen wurde. Viele von ihnen aber können sogar für einige Zeit in den lufttrockenen Zustand übergehen, ohne daß sie absterben. Ich konnte das u. a. an Pelvetia canaliculata in Norwegen beobachten. Die Sprosse dieses Tanges werden trocken brüchig wie Flechten, wachsen aber bei Benetzung mit Seewasser weiter. — Berthold gab schon vorher an, daß Bangia und Porphyra die Austrocknung für 8—14 Tage ertragen. Sie vergilben dabei, werden aber bei Benetzung in wenigen Tagen wieder normal.

Ein paar Meeresalgen, die erst in neuerer Zeit beschrieben wurden, haben sich nun vollends vom Seewasser entfernt, sie haben sich an Plätze zurückgezogen, an welchen auch von einer Besprengung durch die brandende See nicht mehr die Rede sein kann. Dieses sind Bostrychia vaga nach Falkenberg, Rhodochorton islandicum nach Rosenvinge und Leptonema lucifugum nebst Ectocarpus lucifugus nach Kuckuck.

Über den Fundort der Bostrychia wird nichts angegeben, das Rhodochorton, das übrigens schon von Lightfoot als Byssus purpurea erwähnt wird (de Toni), findet sich u. a. auf Island an einer Stelle in Felsgrotten,

an einer anderen auf altem Bauwerk; die fraglichen Ectocarpeen besiedeln Felshöhlen auf Helgoland. Allen Fundorten gemeinsam ist der tiefe Schatten, der an ihnen herrscht, dazu kommt eine ziemlich große Feuchtigkeit, aber in keinem Fall werden die Algen vom Seewasser benetzt.

Die Ectocarpeen und Rhodochorton bilden wollige Rasen von einigen Millimetern Höhe und oft erheblicher Ausdehnung. Man erkennt in diesen leicht auf dem Substrat kriechende Fäden, von welchen sich andere verzweigte vertikal erheben. An Rhodochorton wurden normale Tetrasporen, an den Ectocarpeen ebensolche Sporangien gefunden, doch waren sie an Leptonema recht spärlich.

Bei Rhodochorton können sich einzelne Sprosse loslösen und zu neuen Pflänzchen heranwachsen.

Rosenvinge betont, daß jene Höhlenalgen keine primitiven Bildungen seien, und darin hat er sicher recht; es handelt sich offenbar um vereinzelte Formen, welche sich ziemlich spät an eine Lebensweise gewöhnt haben, welche von derjenigen ihrer äußerst zahlreichen Verwandten nennenswert abweicht.

Das geht auch aus Börgesen's Befunden hervor, der Kuckuck's Ectocarpus lucifugus auf den Faröern wiederfand, ihn aber doch auch in Höhlungen nahe der Flutmarke wahrnahm. Außerdem hat schon Lorenz berichtet, daß Catenella Opuntia am Quarnero in »Schloten« und Höhlen mit Hildebrandtia u. a. zusammen bis zu 5 Fuß über der Flutmarke zu finden ist.

Ob eine Anpassung an das »Landleben« auch bei den Chroolepideen erst in den jüngsten Perioden erfolgt ist, bezweifle ich. Mir scheint, bei ihnen handle es sich um relativ alte Typen; denn die ganze Familie ist in bezug auf die Fortpflanzung einheitlich, und deshalb kann man wohl annehmen, daß sie auf eine Urform zurückgeht, welche sich zeitig, z. B. von den Chaetophoreen, abzweigte (vgl. S. 14).

Da die Familie bereits in **1**, 247 eingehend besprochen ist, sei auf das dort Gesagte verwiesen. Ich erinnere nur daran, daß Trentepohlia aurea und ihre Verwandten in der Wachstumsweise fast genau mit Rhodochorton islandicum und den erwähnten Ectocarpeen übereinstimmen. Alle diese Sammt- oder Wollpolster sind offenbar dazu bestimmt, Wasser, welches in Form von Regen, Tau usw. auf sie fällt, zu absorbieren und, wie das auch Moospolster tun, eine Zeitlang fest zu halten.

Formen wie Trentepohlia Jolithus, Tr. umbrina u. a. leben dann unverkennbar ähnlich wie die rindenbewohnenden Hormidien, Pleurococcen usw. und Chaetopeltis, Cephaleuros usw. sind Epiphyten oder Parasiten, wie wir aus einem früheren Abschnitt gesehen haben. Allen gemeinsam aber sind die eigenartigen Zoosporangien (Hakensporangien), die einheitlich abfallen und erst später bei Benetzung entleert werden. In dieser mit den Peronosporeen korrespondierenden Einrichtung liegt das Spezifische der Chroolepideen, die unter den Baum- und Blattbewohnern ebenso die höchste Stufe darstellen, wie Oedocladium unter den Erdalgen.

Literatur.

Berthold, G., Bangiaceen des Golfs von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. 1882. **8.**

Börgesen, F., Marine Algae of the Faeröes. Botany of the Faeröes. 1902. **2.**

Falkenberg, P., Rhodomelaceen des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golfes. 26. Monographie. Berlin 1901.

Hieronymus, G., Über Stephanosphaera pluvialis usw. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1884. **4.** p. 52.
Iwanoff, L., Über neue Arten von Algen und Flagellaten (Stigeoclonium usw.), welche an der biol. Station zu Bologoje gefunden worden sind. Bull. de la société des natural. de Moscou. 1899. Nr. 4.
Kuckuck, P., Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. IV. Über zwei höhlenbewohnende Phaeosporeen. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland. N. F. **2.**
Lorenz, J. R., Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. Wien 1863.
Maurizio, A., Wirkung der Algendecken auf Gewächshauspflanzen. Flora 1899. **86.** p. 113.
Rosenvinge, L. K., Note sur une Floridée aérienne (Rhodochorton islandicum n. sp.). Botanisk Tidskrift 1900. **23.** p. 61.
Schröder, G., Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Diss. Tübingen 1886.
Toni, G. B. de, ed Forti, A., Intorno al Byssus purpurea del Lightfoot usw. Atti del reale Instituto Veneto di scienze usw. 1904. **63.** p. 205.

12. Symbiose.

Flechten.

Was de Bary angedeutet und Schwendener auf Grund seiner Untersuchungen umfassend ausgesprochen, daß nämlich der Flechtenthallus aus zwei verschiedenen Komponenten, einem Pilz und einer Alge bestehe, ist heute jedem Anfänger geläufig. Aus diesem Grunde, und weil außerdem solche Erörterungen mehr in einem Pilzbuch als in einer Schrift über Algen ihren natürlichen Platz finden, gebe ich hier nur unter Hinweis auf weitere Literatur bei de Bary, Treub und in den Lehrbüchern das Wichtigste von dem, was sich auf die Algen bezieht.

Die ersten, welche grüne Algen (Protococcen) aus Flechten isolierten und zur Zoosporenbildung brachten, waren meines Wissens Baranetzky und Famintzin; Itzigsohn kultivierte gleichzeitig Cyanophyceen. Diese Autoren waren freilich zunächst noch nicht von der Algennatur jener Körper überzeugt. Schwendener stellte dann die Algentypen, welche in Flechten gefunden werden, auf Grund eingehendster Untersuchungen zusammen, und Bornet erweiterte seine Angaben durch genaue Beobachtung der in Frage kommenden Algen.

Reess machte den ersten erfolgreichen Versuch, Collema aus den beiden Komponenten zusammenzusetzen. Ihm folgte Stahl, welcher Endocarpon u. a. kultivierte, indem er Sporen und Gonidien dieser Flechte zusammenbrachte, und Bonnier endlich vereinigte mit Erfolg Protococcus aus einer Reinkultur mit den Hyphen von Physcia parietina resp. Ph. stellaris, Pleurococcus mit Lecanoren usw. Im letzten Fall lagen völlige Reinkulturen vor, ebenso wie in den Versuchen Alfred Möller's, in welchen die alleinige Züchtung der Flechtenpilze gelang.

Am übersichtlichsten und einfachsten gestaltet sich, wie mir scheint, das Zusammenleben bei der Flechtengattung Coenogonium. Hier überzieht der Pilz die Fäden von Chroolepus (Trentepohlia) (Fig. 604, *1*); seine Hyphen kriechen einfach über Haupt- und Nebenäste hinweg und vereinigen sich, wie das Bornet u. a. geschildert haben, zu einem Netzwerk, welches schließlich dicht zu einem Pseudoparenchym zusammenschließen kann. Glück hat dann besonders darauf aufmerksam gemacht, daß die

Rasen seiner Trentepohlia germanica zum Teil isoliert vorkommen, zum Teil aber mit einem Pilz kombiniert zu Coenogonium werden.

Das dürfte auch noch für einige andere Fälle gelten: Cystocoleus bewohnt nach Glück nicht selten eine Cladophora, Vaucherien werden nach Bonnier von einem Pilz umwuchert, ebenso Moosprotonemen. Der Pilz Hadubrandia lebt nach Schmitz mit Hildenbrandtia rivularis, und endlich erzählt M. Reed in einer mir leider nicht zugänglichen Arbeit, daß mit Prasiola und Enteromorpha in der See zwei Ascomyceten leben. An solche Fälle reihen sich die Ephebe-Arten (mit blaugrünen Algen).

Ganz ähnlich wie bei Coenogonium liegen offenbar die Dinge auch bei der Gattung Strigula, die Bornet, dann Ward und Jennings beschrieben haben. In die Scheiben der blattbewohnenden Chroolepidee Phycopeltis expansa Jennings dringen die Fäden des Pilzes, welcher die gleichen Blätter

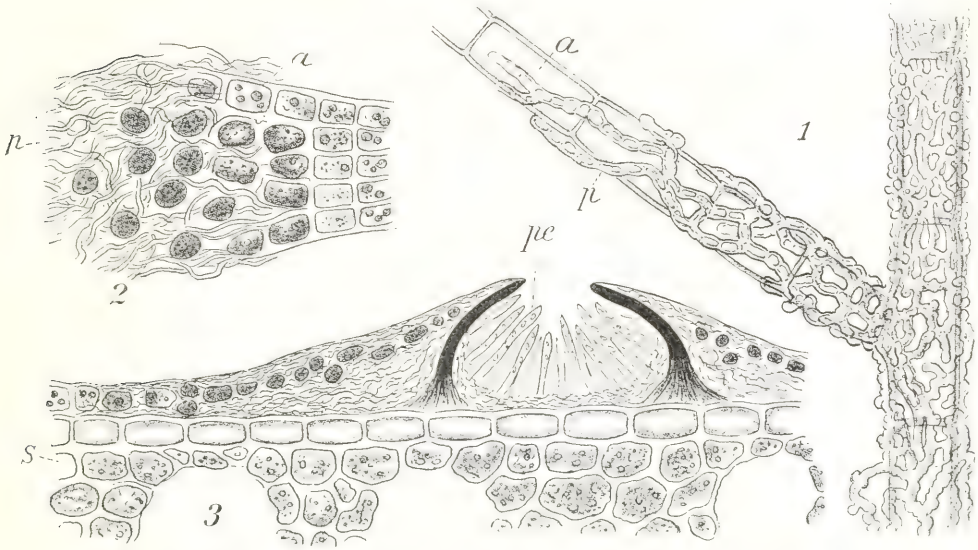


Fig. 604. *1 Coenogonium confervoides* n. Bornet. *2*, *3 Phycopeltis expansa* kombiniert mit *Strigula complanata* n. Jennings. *2* von oben, *3* im Längsschnitt. *a* Alge, *p* Pilz, *pe* Perithecien, *s* Blatt.

bewohnt, von der Seite her ein (Fig. 604, *2*), treiben die Algenzellen auseinander und sorgen dafür, daß sie unter Abrundung und unter Einbuße ihres Hämatochroms eine grüne Farbe annehmen. Später entfalten sich (Fig. 604, *3*) die Perithecien des Pilzes, ohne daß die ganze Phycopeltis-Scheibe für die Flechtenbildung verbraucht würde. Pilz und Alge sind also auch in diesem Falle relativ selbständig, doch gewinnen hier bereits die isolierten Zellen der Phycopeltis das Aussehen der üblichen »Flechtengonidien«.

Ein anderer, dem vorigen ähnlicher Pilz lebt nach Ward's sauberer Darstellung auf einer der Cephaleuros-Arten, welche anfänglich unter dem Namen Mycoidea parasitica gingen. Auch hier überwuchert der Pilz die Scheiben der Alge und dringt zwischen die Zellen derselben ein, indem er sie aus einander zwängt. Besonders interessant ist aber, daß der Pilz ebenso wie die Alge isoliert gedeihen kann. Ersterer bringt es dann freilich

nur zur Bildung von Gonidien, während die Ausbildung von Perithecien das Parasitieren auf der Alge verlangt. Wenn ich hier mit Ward von Parasitieren und nicht von einem Zusammenleben rede, so geschieht es, weil der Pilz nach diesem Autor jüngere Scheiben der Cephaleuros einfach abtötet und deren Zellen aussaugt. Nur die Zellen älterer Thallusscheiben unserer Alge widerstehen dem Pilz so weit, daß sie als Gonidien in der entstehenden Flechte fungieren können.

Im Anschluß an die Strigula auf Phycopeltis expansa scheint mir auch die Flechte Gyalecta trotz großer Abweichungen in der Form erwähnenswert. Sie hat wiederum Trentepohlia aurea zur Gonidienbildung benutzt. Hier wird die Hauptmasse der vom Pilz umwachsenen Fäden zu elliptischen Gonidien, einzelne derselben aber bleiben, wie Reinke schildert, intakt und ragen aus dem Thallus unverändert und unberührt von Pilzhyphen hervor.

Daran schließt sich dann Trentepohlia umbrina, die wegen ihrer Symbiose mit Arthonien, Graphis usw. erwähnt sei. Frank schildert, wie der Pilz zunächst ganz allein das Periderma verschiedener Bäume durchwuchert. Auch Chroolepus umbrinus, der sich hier als perforierende Alge zu erkennen

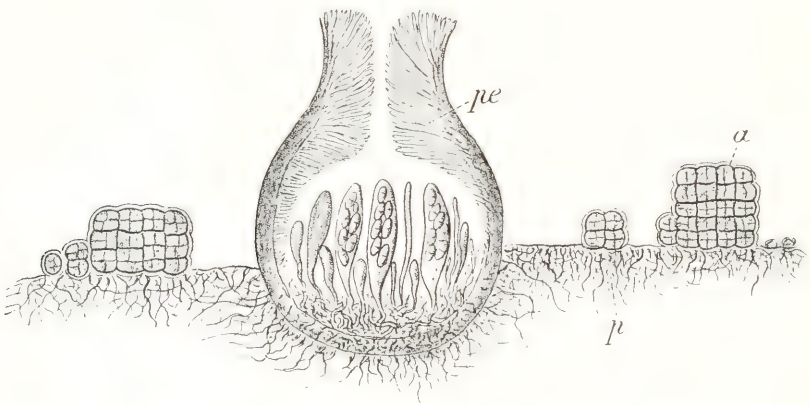


Fig. 605. *Thelidium minutulum* n. Stahl. *a* Alge, *p* Pilz, *pe* Perithecium.

gibt, durchwächst die toten Korkzellen, die vielleicht schon durch den Pilz etwas in ihren Wänden aufgelockert sind. Wo dann beide Komponenten mehr oder weniger zufällig zusammen geraten, werden die Zellen des Chroolepus von den Hyphen umsponnen, abgerundet und zu grünen »Gonidien« umgewandelt. Frank betont ausdrücklich, daß in das Lager einer Arthonia Chroolepen eingehen können, welche verschiedene Individuen darstellen, d. h. Zellkomplexe, welche verschiedenen Schwärmsporen ihren Ursprung verdanken.

Gehen hier mehrere Individuen in derselben Algenspezies in den nämlichen Flechtenthallus ein, so kann man fragen, ob nicht verschiedene Spezies von Algen von ein und demselben Pilz benutzt werden können. Von grünen Algen ist mir derartiges nicht bekannt, dagegen gibt es bei Cyanophyceen ein klassisches Beispiel dieser Art, das Alfr. Möller beschrieben hat. Eine Telephoree, die auch isoliert vorkommt, bildet mit Chroococcus zusammen die Flechtengattung Cora, mit Scytonema die Gattung Dictymenia, und es erscheint nicht ausgeschlossen, daß ein Lappen des Thallus Chroococcen, ein anderer Scytonemen aufnehmen kann.

In ziemlich lockerem Verbande erscheinen Pilz und Alge auch noch bei Thelidium minutulum. Der Pilz (Fig. 605, 358) durchwuchert den Erdboden und kommt dabei mit Pleurococcen in Berührung, welche er dann umschlingt und allseitig durch zarte Hyphen einhüllt. Die Pleurococcen teilen sich mehrfach, bleiben aber zu packetartigen Verbänden vereinigt; offenbar halten die Pilzhyphen sie zusammen. Von Interesse ist, daß diese Flechte nach Stahl Pleurococcen (immer?) benutzt, welche dem Thallus von Endocarpon entstammen, einer anderen Flechte, mit denen diese Form zusammen lebt.

Andere erdbewohnende Flechten dürften sich, was die Thallusstruktur betrifft, ähnlich verhalten.

Die bislang erwähnten Flechten, in welchen beide Komponenten relativ selbständig auftreten, bilden aber bekanntlich nicht die Hauptmasse dieser Gruppe, vielmehr wird sie repräsentiert durch zahllose Krusten-, Blatt- und

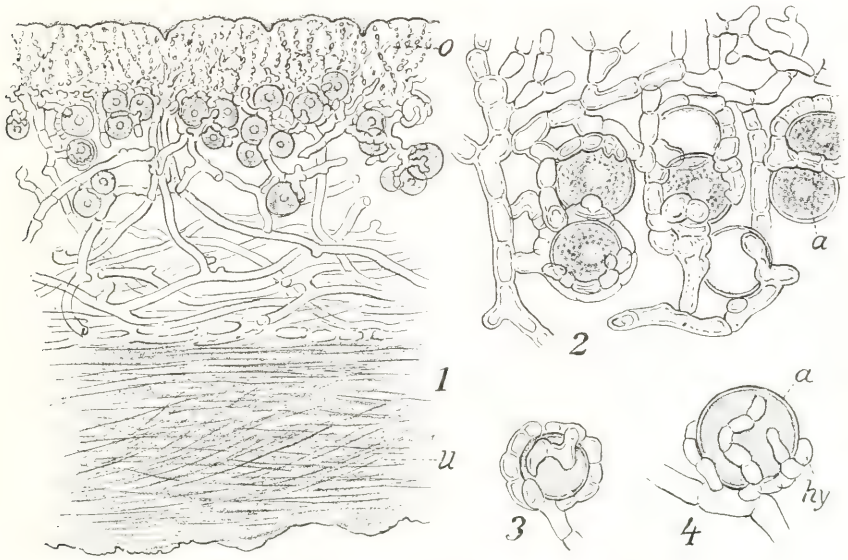


Fig. 606. *Cladonia furcata* n. Bornet. *1* Thallus quer. *o* Ober-, *u* Unterseite. *2*, *3*, *4* einzelne Algen (*a*) von Hyphen (*hy*) umsponnen.

Strauchformen, bei welchen wohl der Pilz das formbestimmende Element geworden ist. Die eingeschlossenen Algen sind fast immer Protococcoideen, auch Pleurococcus usw. oder korrespondierende Cyanophyceen, also meistens einzellige Formen, welche sich im Flechtenthallus durch Teilung vermehren und, von dem Geflecht der Pilzhyphen umschlossen, überall dahin getragen werden, wohin der Pilz mit seinen Zweigen wächst. Die Dinge sind im übrigen so bekannt, daß ich darauf nicht eingehe. Unter Hinweis auf Fig. 606 erinnere ich nur daran, daß die Algen in bestimmten Regionen des Thallus eingebettet liegen, und daß sie von feinen Hyphenfäden krallenartig (Fig. 606, *2*, *3*, *4*) umschlossen werden.

Die meisten Lichenen schleudern bekanntlich ihre Sporen aus den Ascis heraus auf eine gewisse Entfernung fort; dadurch werden solche von den Algen des Thallus getrennt und sind nun darauf angewiesen, bei der Keimung neue Algen zu finden. Da ja meistens ganz gemeine Algenformen

in die Thallome der Flechten aufgenommen werden, ist das nicht schwierig. Die Protococcen, Pleurococcen usw. wachsen ja in der Regel mit den Flechten zusammen auf den Baumrinden, Felsen usw., und so müssen dann die ausgeworfenen Sporen direkt zwischen jene Algen fallen, anderenfalls werden sie durch den Wind oder auch durch Wasser, welches an Stämmen und Steinen herabrieselt, zusammengeführt.

Es gibt aber Flechten, welche sich ihre Algen in einer ganz besondern Weise sichern und sich von dem Zufall unabhängig machen, der bei den soeben erwähnten Formen immer noch eine gewisse Rolle spielt; das sind solche, welche sogen. Hymenialgonidien führen.

Stahl hat diese Verhältnisse bei Endocarpon pusillum hübsch beschrieben.

Hier finden sich (Fig. 607, *1*) zwischen den Ascis zahlreiche Algenzellen (Pleurococcus), diese werden mit den Ascosporen zusammen herausgeschleudert und gelangen mit diesen gemengt auf das Substrat (Fig. 607, *2*). Wenn hier die Spore keimt, stehen ihr sofort die eigenen Algen zur Verfügung (Fig. 607, *3*), die ihr von der Mutterpflanze mit auf den Weg gegeben wurden.

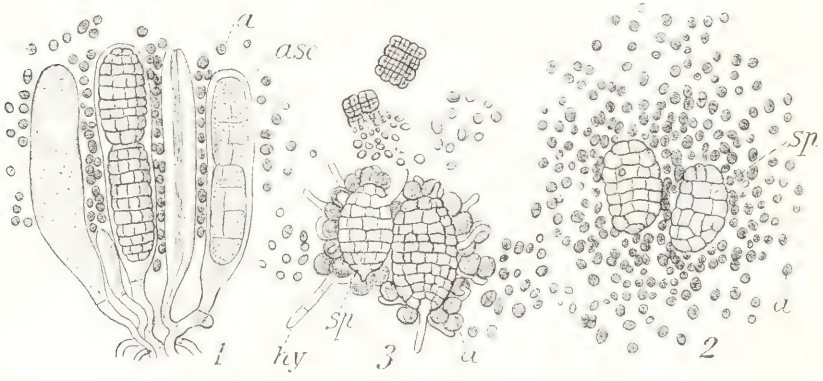


Fig. 607. *Endocarpon pusillum* n. Stahl. *1* Stück des Hymeniums mit Algen (*a*) zwischen den Asci (*asc*). *2* Sporen (*sp*) und Algen (*a*) ausgeschleudert. *3* dies. keimend. *hy* Hyphen.

Das ist die vollkommenste Einrichtung dieser Art, welche bislang bei den Flechten bekannt wurde, sie zeigt, daß es sich in diesem Fall um eine förmliche Züchtung der Algen für den Pilz handelt.

Was die ernährungsphysiologischen Beziehungen der beiden Komponenten des Flechtenthallus zu einander betrifft, so geht die allgemeine und zweifellos richtige Annahme dahin, daß die Alge organische, der Pilz anorganische Nahrung für den gemeinsamen Haushalt liefert, indes bedarf in dieser Richtung das Einzelne zweifellos noch sehr eingehender Prüfung. Ein Anfang ist von Beijerinck und Artari gemacht worden; sie isolierten aus Flechten (Physcia parietina) die Alge Cystococcus humicola (Chlorococcum h.), und ersterer fand, daß sie zu den Peptonalgen gehört.

Wir haben davon auf S. 157 berichtet und erinnern nur noch daran, daß Artari die frei lebenden und die durch Flechten gezüchteten Rassen physiologisch unterscheiden, aber auch in einander überführen konnte.

Beijerinck und Artari schließen aus ihren Befunden, daß wenigstens in dem untersuchten Falle gleichsam ein Doppelparasitismus vorliege. Die Alge erhält von dem Pilz anorganische Salze und dazu Pepton oder ähn-

liche Körper; sie gibt Zucker oder verwandte Substanzen. Ob dies für alle Flechten zutrifft, muß natürlich einstweilen dahingestellt bleiben.

Solche Befunde machen aber die von verschiedenen Flechtenforschern beobachtete Tatsache besonders leicht verständlich, daß die Alge nach der Berührung mit dem Pilz (Fig. 607, *3*), alsbald größere Dimensionen und frischere Farbe annimmt. Freilich wird man kaum sagen können, ob das Pepton daran ganz allein schuld ist.

Bei weiteren Untersuchungen wird dann auch wohl zu erwägen sein, ob die beiden Kommensalen überall zu einander im gleichen Verhältnis stehen, ob sie stets das gleiche geben und nehmen. Wenn man Ward's Befunde an Strigula-Cephaleuros berücksichtigt, wird man vielleicht zu dem Resultat kommen, daß in manchen Fällen ein gemeiner Parasitismus vorliegt, in anderen ein Helotentum, wie Schwendener sagte, in wieder anderen eine auf voller Gegenseitigkeit beruhende Symbiose (de Bary).

Die Form der Flechten erinnert an zahlreiche Algenformen. Die Krusten der ersteren sind vergleichbar mit den epiphytischen Scheiben, die Physcia-Arten ähneln den Peyssonelien, Evernia, Ramalina, Cetraria u. a. klingen an an Gigartina und Chondrus, Sphaerophoron an Sphaerococcus, Usnea barbata an Dictyosiphon foeniculaceus usw. Ist diese Ähnlichkeit Zufall? Ich glaube kaum. Reinke weist darauf hin, daß die verschiedenartige Form der Flechten eine Anpassung an das Licht sei, dazu bestimmt, die grünen Zellen den Strahlen desselben zu exponieren. Da wir in Kap. VII, 2 (Licht) die gleichen Erwägungen bezüglich der Gestaltung zahlreicher Algen gemacht haben, liegt der weitere Schluß auf der Hand. Doch wird man auch hier wohl betonen müssen, daß nicht das Licht allein als maßgebender Faktor zu betrachten ist.

Immerhin spielt es schon im Leben der Flechten-Individuen als richtendes und formbestimmendes Agens eine Rolle. Das kann man vielfach im Freien beobachten, z. B. sind die Laubflechten offenbar transversal phototropisch, und man kann sogar schließen, daß diese Eigenschaft in der Anwesenheit der Algen ihren Grund hat, denn Alfr. Möller gibt an, daß die Flechte Cora annähernd horizontal auf ihren Substraten ausgebreitet sei, daß aber der Pilz derselben, wenn er allein lebt, sich vertikal vom Substrat erhebe. Da an den Cora-Thallomen oft große farblose Lappen vorkommen, kann man die besprochene Erscheinung am gleichen Individuum wahrnehmen. Natürlich haben wir bislang keine Vorstellung davon, wie die Alge den Phototropismus des Pilzes »umstimmt«.

Symbiose von Algen und Tieren.

Zoochlorellen.

Vermutlich im Zusammenhang mit dem, was man an den Flechten gelernt, ist auch die Frage aufgetaucht, ob die grünen und gelben Körperchen, welche in den Zellen nicht weniger Tiere zur Beobachtung kommen, wirklich deren dauerndes Eigentum seien, oder ob sie gleich den »Gonidien« der Flechten Fremdkörper darstellen, die nur den Ernährungszwecken des Tieres mehr oder weniger ausgiebig dienstbar gemacht werden. Geza Entz und Brandt haben unabhängig von einander die Dinge studiert und sind zu dem Resultat gekommen, daß dem tatsächlich so sei: Alles Chlorophyll der Tiere wie auch analoge gelbe Farbstoffe werden getragen von

Algenzellen, welche in früheren oder späteren Perioden in den Tierkörper eingewandert sind. Ist auch von Engelmann nachgewiesen worden, daß in einzelnen Fällen (Vorticella campanula) grüner, dem Chlorophyll gleicher oder analoger Farbstoff dem tierischen Plasma direkt eingelagert ist, so sind die Angaben von Brandt und Entz im Gegensatz zu der Auffassung von Geddes und Lankester, die sich seinerzeit noch nicht zu voller Klarheit durchgearbeitet hatten, im wesentlichen richtig: die grünen, gelben usw. Körper in den Tieren sind diesen nicht ursprünglich eigen.

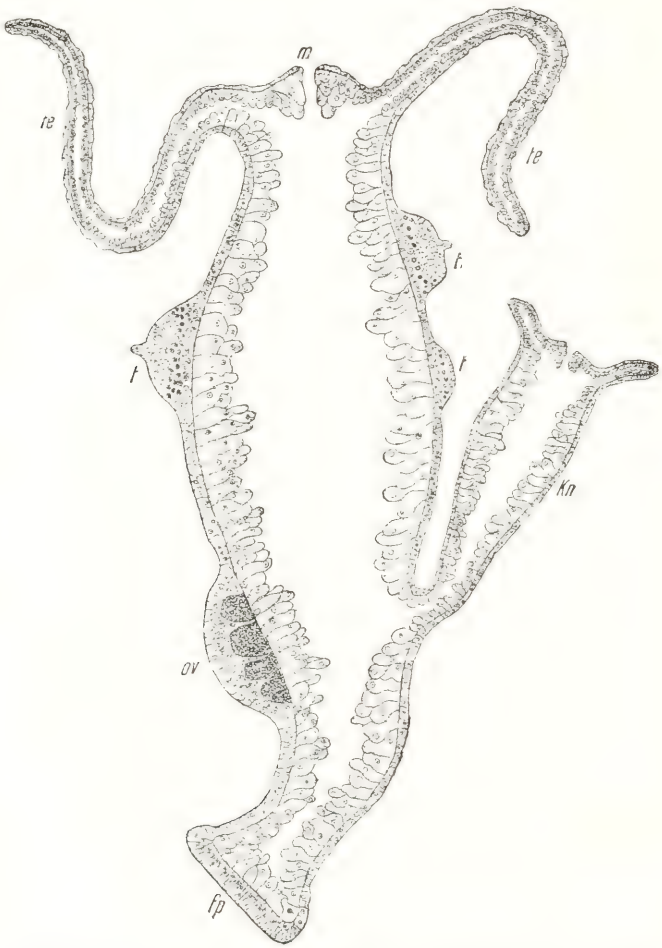


Fig. 608. Längsschnitt der *Hydra viridis* n. Korschelt u. Heyder. *te* Tentakeln, *m* Mundöffnung, *t* Hoden, *ov* Ovarien, *kn* Knospe, *fp* Fuß.

Das haben auch Schewiakoff, Famintzin, Haberlandt, Beijerinck, Kessler u. a. Forscher bestätigt. Freilich streng genommen steht, wie auch aus Bütschli's kritischer Darstellung hervorgeht, nur das eine fest, was wir soeben sagten, fast alles andere ist umstritten, und besonders zweifelhaft ist die Art und Weise, wie in jedem einzelnen Fall Tier und Alge zusammen leben und zusammen wirken.

Unter diesen Umständen scheint es mir am besten, erst einmal ein Beispiel herauszugreifen, das wenigstens relativ klar gelegt ist. Das ist die Hydra viridis. Seit langem weiß man, daß neben der Hydra fusca eine „Varietät" vorkommt, rein äußerlich ausgezeichnet durch ihre Grünfärbung. Es sei daran erinnert, daß der Körper von Hydra schlauchförmig hohl ist (Fig. 608), daß er am Vorderende eine in die Leibeshöhle führende Mundöffnung (*m*) besitzt, und daß diese von einer Anzahl hohler Fangarme (*te*) umgeben ist. Die Wand von Leibeshöhle und Tentakeln ist zweischichtig, die äußere Schicht (Ectoderma) führt die Nesselzellen usw., die innere (Entoderma) ist mit einwärts ragenden Geißeln versehen; sie dient der Verdauung, indem

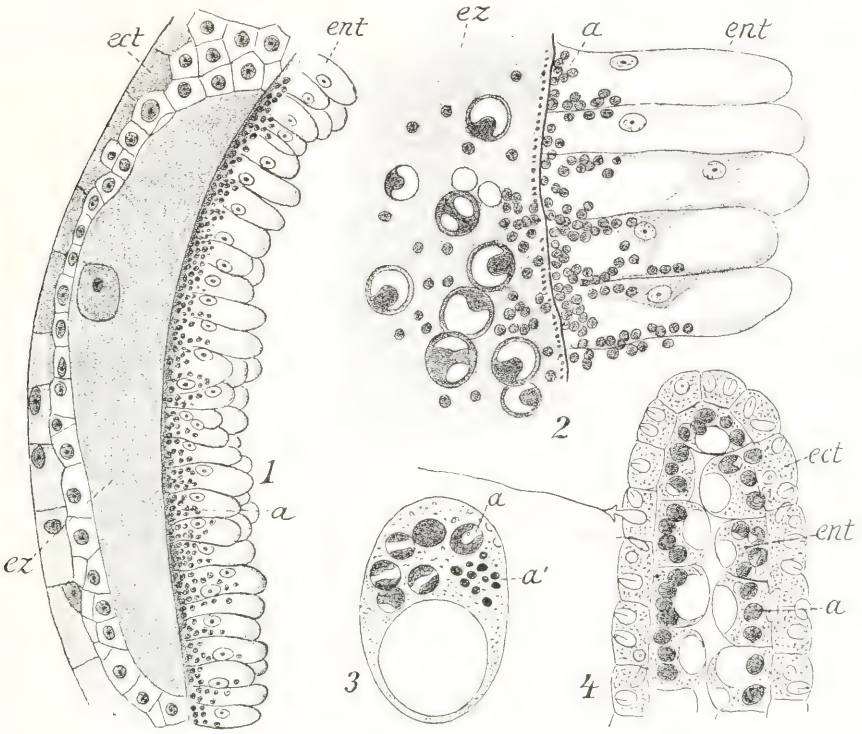


Fig. 609. *Hydra viridis* n. Hamann u. Beijerinck. *1* Schnitt durch die Leibeswandung, mit einer Eizelle (*es*). *2* Stück davon mit (in das Ei) einwandernden Algen. *3* Entodermzelle mit normalen (*a*) und zerfallenden (*a'*) Algen. *4* Stück einer Tentakel im Längsschnitt. *ect* Ektoderm, *ent* Entoderm, *a* Algen.

fremde Zellen (Algen, Infusorien usw.), welche durch den Mund in die Leibeshöhle gelangten, in sie aufgenommen werden wie von einer Amöbe. Die Entodermschicht ist es nun auch, welche die grünen Körper führt, dieselben liegen (Fig. 609, *1*, *2*) meistens dem Ectoderma zugekehrt, während gegen den inneren Hohlraum zu eine große Vakuole sichtbar zu werden pflegt. Brandt erkannte nun an diesen grünen Körpern eine Zellulosemembran, er zeigte ferner, daß sie ein becherförmiges Chromatophor besitzen und dazu einen Zellkern, welcher ungefähr in der Mitte der Zelle liegt, etwa so, wie wir das in **1**, 183 für Zellen der Scenedesmaceen abgebildet haben. Pulsierende Vakuolen sind sehr zweifelhaft. Brandt

hatte sicher recht, wenn er diese Zellen als besondere Organismen ansprach und sie Zoochlorella conductrix nannte. Erwünscht wäre natürlich eine Isolierung der grünen Algen und Beijerinck hat auch den Versuch dazu gemacht. Er erhielt Körper, welche seiner Chlorella vulgaris (1, 183) sehr ähnlich waren, und nannte sie Chlorella conductrix. Der Autor glaubte anfangs sicher die echte Zoochlorella eingefangen zu haben, später aber äußerte er selber Zweifel, ob er nicht etwa durch Algen getäuscht sei, welche von der Hydra einfach verschluckt waren. So bleibt diese Frage noch zu lösen.

Wenn die Entodermzellen der Hydra sich vermehren, vermehren sich auch die Chlorellen, und jede der ersteren erhält ihre grünen Körper in derselben Weise mit auf den Weg wie andere Pflanzen ihre Chromatophoren. Auch wenn die Hydra sich durch Knospung vermehrt, gehen grüne Zellen in die jungen Individuen über, und ebenso zeigte Hamann, daß die Chlorellen aus dem Entoderm in die Eizellen hinüberwandern (Fig. 609, *2*).

Nach diesen Befunden können die Chlorellen kaum ganz unwichtig für die Hydra sein; und Beijerinck hat die Meinung ausgesprochen, daß sie vielleicht eine analoge Rolle spielen möchten, wie die Bakterien in den Knöllchen der Leguminosen, welche ja — als Bakteroiden — von der Pflanze verdaut werden und so Nährmaterial liefern. Es ergab sich nämlich in Übereinstimmung mit den Befunden von Famintzin u. a., daß die grünen Zellen der Hydra der Verdauung anheimfallen. Fast in jeder Entodermzelle ließen sich (Fig. 609, *3a'*) braun bis rot gefärbte Körnchen nachweisen, und es ließ sich mit ziemlicher Sicherheit zeigen, daß diese die Reste grüner Chlorellen sind, welche durch Einwirkung der Hydrazellen langsam verändert werden. Sonach würde die Hydra ihre Chlorellen zum Zweck der Verdauung züchten, und man müßte annehmen, daß die Vermehrung jener Zellen zu deren Verwendung im Stoffwechsel in einer gewissen konstanten Beziehung stehe.

Die Leguminosen können nicht allein von ihren Bakteroiden leben, und ebenso scheint es, daß die Hydren sich nicht allein von ihren Chlorellen zu ernähren vermögen. Jedenfalls nehmen auch die grünen Formen von außen noch feste Nahrung auf, und zu dieser gehören Scenedesmen, Rhaphidien und viele andere ähnliche Algenzellen. Diese werden natürlich auch in den Entodermzellen verdaut, und das hat Geza Entz zu der Meinung verleitet, daß sie zu den Chlorellen in genetischer Beziehung ständen. Nach Beijerinck haben sie aber mit diesen gar nichts zu tun.

Die vorgetragene Auffassung müßte nun freilich noch durch Ernährungs- resp. Fütterungs-Versuche an der Hydra bestätigt resp. geprüft werden. Solche liegen aber nicht in genügendem Umfange vor. Außer einigen Versuchen Brandt's, die kaum ausschlaggebend sind, kenne ich nur eine Versuchsreihe, über welche v. Graff berichtet. In dieser verhungerten alle grünen Hydren, mochten sie belichtet oder verdunkelt sein, wenn sie keine feste Nahrung erhielten. Dieser Befund ließe sich mit Beijerinck's immerhin plausibler Meinung wohl vereinigen. Schwieriger verträgt sich mit ihr die Angabe v. Graff's, daß die verdunkelten Hydren ihre Grünfärbung nicht einbüßten. Ob die an solche Resultate naturgemäß anknüpfende Skepsis berechtigt ist, müssen weitere Versuche lehren. Entscheidend sind diejenigen v. Graff's aber deswegen kaum, weil Beijerinck berichtet, daß sich seine grünen Hydren in filtriertem Grabenwasser gut hielten.

Da sowohl die Gemmen als auch die Eier der Hydra viridis stets ihre Chlorellen mit auf den Weg bekommen, ist eine Neuinfektion nicht er-

forderlich, und bislang ist sie auch niemals zur Beobachtung gekommen; das beweist keineswegs, daß sie nicht trotzdem erfolgt, und die Frage bleibt offen, ob und inwieweit eine Hydra fusca sich heute noch jederzeit in eine Hydra viridis verwandeln kann. Soweit Material vorliegt, möchte ich glauben, daß dies nicht mehr der Fall ist, daß sich heute die Chlorellen nur noch von Tier zu Tier fortpflanzen, und daß die Invasion derselben in früheren Epochen Platz griff.

Mag das bei Hydra zweifelhaft bleiben, so muß man diese Auffassung wohl sicher festhalten für den Wurm Convoluta Roscoffensis, dessen grüne Zellen Haberlandt beschrieben hat. Dieselben liegen (Fig. 610) im »Parenchym der Convoluta-Zellen ziemlich nahe an der Oberfläche und unterscheiden sich von den üblichen Chlorellen sofort dadurch, daß sie keine Zellulosemembran besitzen, also völlig nackte Zellen darstellen. Im übrigen besitzen sie den bekannten Chloroplasten mit Pyrenoid (*py* Fig. 610, *3*), den Zellkern an bekannter Stelle usw.

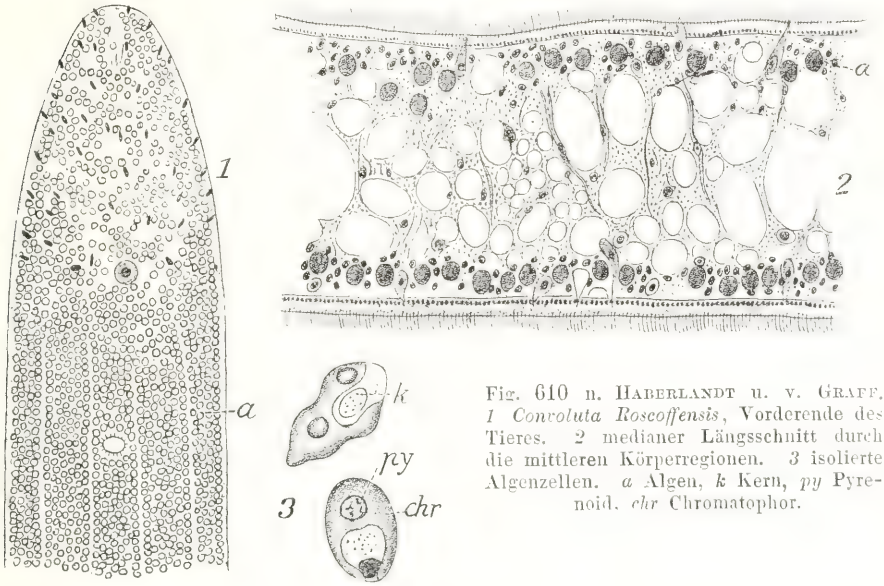


Fig. 610 n. Haberlandt u. v. Graff. *1 Convoluta Roscoffensis*, Vorderende des Tieres. *2* medianer Längsschnitt durch die mittleren Körperregionen. *3* isolierte Algenzellen. *a* Algen, *k* Kern, *py* Pyrenoid, *chr* Chromatophor.

Wie diese Zellen in den Wurm gelangen, ist nicht bekannt, auch über die Farbe seiner Eier liegen mir keine Angaben vor. Haberlandt stellte aber fest, daß die grünen Körper die Convoluta nicht überleben, sondern stets mit ihnen zu grunde gehen. Unter diesen Umständen muß man mit Haberlandt doch zunächst vermuten, daß sie bereits ein integrierender Bestandteil des Tieres geworden, und daß sie ohne dieses nicht mehr lebensfähig sind. Sonach wäre das Zusammenleben beider Komponenten ein viel engeres als bei Hydra, wie das ja auch aus dem Verlust der Membran hervorgeht; und man kann schließen, daß die Algen von der Turbellarie schon in relativ früher Periode erworben wurden.

Haberlandt fand nun nirgends eine Verdauung ganzer grüner Zellen durch das Tier, gewahrte aber, daß von diesen bei kräftigen Bewegungen des Wurmes Plasmastückchen abgezwickt werden. Er meint, daß diese der Verdauung anheimfallen; das scheint mir noch nicht so ganz sicher.

jedenfalls aber kommen der Convoluta die Assimilate der grünen Zellen zugute. Schon Geddes zeigte, daß die fraglichen Tiere im Licht energisch Sauerstoff ausscheiden, das läßt auf starke Assimilation in den grünen Zellen schließen; da man aber Stärke in ihnen kaum nachweisen kann, darf man vermuten, daß die Kohlehydrate direkt an die Convoluta abgegeben werden. Dafür spricht auch, daß beim Übertragen der Turbellarien in anorganische Nährsalzlösung, welche ja meistens ganz allgemein die Ernährung fördert, die grünen Zellen sich stark vermehren und dann auch Stärke aufspeichern.

Auch in anderer als ernährungsphysiologischer Hinsicht sind vielleicht noch Beziehungen zwischen Tier und Alge vorhanden. Wie die Flechten phototropisch, so sind die Convoluten phototaktisch und bringen auf diesem Wege offenbar die grünen Zellen in eine günstige Lichtlage. Obgleich diese Erscheinung bei »grünen« Tieren nicht selten ist, wird man, wie auch Haberlandt betont, nicht unbedingt schließen dürfen, daß die Phototaxis durch die grünen Zellen angeregt sei; es gibt ja auch farblose Organismen, welche mit Phototaxis begabt sind. Aber das, was wir oben bezüglich der Flechten erwähnten, gibt doch zu denken.

Da unsere Meeresturbellarie nicht immer leicht für den Experimentator zugänglich ist, sind mit ihr noch weniger Versuche angestellt als mit Hydra, und deshalb gibt es der ungelösten Fragen hier noch mehr als bei jener; immerhin scheint mir so viel fest zu stehen, daß die Anpassung der Chlorellen an den tierischen Organismus weiter geht als bei Hydra, sie stellt bislang die höchste Stufe solcher Erscheinungen dar. Es muß aber betont werden, daß auch hier der Wurm offenbar nicht allein von den grünen Zellen lebt, wenn er auch 4—5 Wochen im Licht hungern kann.

Nachdem wir nun zunächst an zwei einigermaßen untersuchten Beispielen das Zusammenleben von Tieren mit grünen Algen kennen gelernt haben, mögen daran noch kurz einige andere angeschlossen sein.

Stentor polymorphus führt Chlorellen, die von Famintzin ebenso wie diejenigen von Paramaecium Bursaria isoliert und gezüchtet wurden, in der subkortikalen Schicht des Körpers (Entoplasma). Wie bei Hydra werden dieselben (nach Famintzin) partiell verdaut, nebenher aber geht auch nach demselben Autor eine direkte Verzehrung von Mikroorganismen, welche von außen eingeführt wurden. Zu solchen können z. B. stärkeführende Chilomonas und auch stärkehaltige Algen usw. gehören. Wird das Kohlehydrat nicht sogleich gelöst, wie das häufig der Fall, dann erhält man an beliebigen Stellen des Plasmas mit Jod Stärkereaktion, die Stärke entstammt aber natürlich nicht den dem Tier eigenen Chlorellen, wie gelegentlich behauptet worden ist.

Stentor polymorphus und Paramaecium Bursaria werden nach Famintzin bei längerer Verdunkelung farblos, dasselbe berichtet Gruber von seiner durch Algen gefärbten Amöbe und v. Graff von Vorticella viridis. In den ersten drei Fällen handelt es sich sicher, vermutlich auch im vierten um eine Verdauung der Chlorellen, und Gruber sagt ausdrücklich, daß dies sukzessive erfolge, so daß man die Amöben wieder zum Ergrünen bringen könne, wenn die Verdunkelung zu einer Zeit aufgehoben wird, in welcher noch einige lebensfähige Chlorellen zugegen waren. Ob Stentor und Paramaecium sich ebenso verhalten, wird nicht angegeben.

Beijerinck ist es nicht gelungen, farblose Stentoren durch Fütterung mit Chlorellen zum Ergrünen zu bringen, und so muß hier ebenso wie für Hydra unentschieden bleiben, ob die Algen nur von Individuum zu

Individuum weiter gegeben werden, oder ob eine neue Invasion statthaben kann.

Zweifelhaft ist die Sache auch für den Süßwasserschwamm Spongilla fluviatilis. Aus den Angaben von Weltner, der auch die ältere Literatur berücksichtigt, entnehme ich, daß die Knospen (Gemmulae), mit deren Hilfe der Schwamm überwintert, vielfach grün sind. Hier wandern offenbar Algen aus dem Muttertier ein. Es kommen aber auch farblose Gemmulae vor, besonders dann, wenn der Schwamm beschattet ist. Ob hier die Algen fehlen, ist fraglich. Nach dem, was mir Dr. Wiedersheim gezeigt, möchte ich glauben, daß die Algen infolge der Lichtentziehung zeitweilig farblos werden.

Ein nachträgliches Eindringen grüner Zellen scheint mir aber sichergestellt bei Vortex viridis, denn v. Graff erhielt farblose Individuen dieses Wurmes aus grünen, wohl durch Vermittelung farbloser Eier.

Bei dem Infusor Frontonia leucas endlich gelang es Schewiakoff farblose Tiere durch Fütterung mit Chlorellen zu infizieren, welche er aus farbigen Exemplaren derselben Art durch Zerdrücken einiger Individuen gewonnen hatte. Die Versuche waren freilich wenig zahlreich und werden auch nicht sehr genau beschrieben, aber vorläufig scheint mir zur Beanstandung derselben kein ausreichender Grund vorzuliegen. Der genannte Autor hat übrigens auch die Chlorellen der Frontonia isoliert, kultiviert und reichliche Vermehrung derselben beobachtet.

Ebenso gelang es Dantec, Paramaecium durch Fütterung mit Chlorellen ergrünen zu sehen: doch sind auch seine Versuche nicht sehr ausgiebig.

Außer den bislang erwähnten gibt es noch zahlreiche andere tierische Organismen, welche in unserem Sinne grün sind; sie alle aufzuzählen unterlasse ich unter Hinweis auf Brandt (auch Carter und Carpenter): denn die meisten sind doch unzureichend studiert. Das gilt u. a. von Lankester's eigenartiger Archerina Boltoni, die vielleicht in Zukunft, wenn der Autor sich nicht arg getäuscht hat, noch mancherlei Aufschlüsse zu geben vermag.

Solche wären auch wohl zu erwarten von Tieren, welche nur ganz gelegentlich mit Chlorellen gefunden werden, wie dies z. B. von Noctiluca miliaris berichtet wird, die Weber van Bosse in den Tropen grün fand.

Nicht ausreichend geklärt ist die Frage: Wieviel Zoochlorella-Arten gibt es? Überhaupt wie viele verschiedene Formen von Algen sind in Tieren lebensfähig?

Zooxanthellen.

Die in ihrer systematischen Stellung sehr zweifelhafte Gattung Zooxanthella (**1**, 31) bildet in bezug auf ihr Vorkommen ein vollendetes Seitenstück zur Chlorella. Wie diese kommt sie im freien Zustande zur Beobachtung und bildet teils bewegliche, teils palmelloide Stadien, sie wird aber auch in Form von »gelben Zellen« bei zahlreichen Tieren gefunden.

Besonders bekannt ist seit langem ihr Vorkommen in Radiolarien, hier hat zuerst Cienkowski sie klar als Fremdkörper angesprochen, Häckel, Hertwig u. a. lieferten weitere Beiträge, und besonders eingehend haben sich Brandt, Geddes und Famintzin mit der Frage nach Natur und Funktion jener gelben Körperchen beschäftigt.

So reichlich nun auch bei der weitaus größten Zahl der Radiolarien die Zooxanthellen vertreten sind, so muß doch betont werden, daß man sie nach Hertwig bei gewissen Gattungen und Arten konstant vermißt,

und es scheint auch, als ob einzelne Individuen von »gelben« Arten gelegentlich der fraglichen Zellen entbehren können.

Wie ich Bütschli entnehme, schwankt die Zahl der Zooxanthellen bei verschiedenen Formen außerordentlich, Thalassiocolla beherbergt oft über 1000 gelber Zellen, bei Monopylaria trifft man selten deren mehr als 5—10 in einem Individuum.

Die Zellen liegen bei den meisten Radiolarien ziemlich peripher, in dem sogen. Mutterboden der Pseudopodien, d. h. in der Plasmaschicht, welche diese letzteren Organe aussendet (Fig. 611, *1*, *2*), gelangen aber auch an resp. auf den Pseudopodien weiter nach auswärts. Bei der Unterabteilung der Acanthometriden finden sich die Zooxanthellen oft in erheblicher Menge innerhalb der aus Kieselsäure bestehenden Schale (Fig. 611, *1*) und diese können, wo sie engmaschig ist, auch kaum nach auswärts passieren, während das bei weitmaschigen Gittern allerdings möglich erscheint.

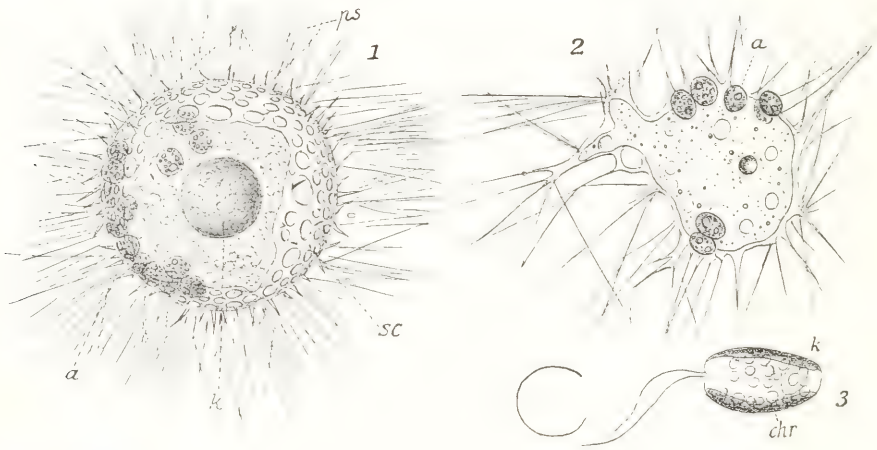


Fig. 611 n. Brandt. *1 Acrosphaera spinosa*. *2 Collozoon inerme* mit Zooxanthellen n. Brandt. *3* ausgeschlüpfte *Zooxanthella*. *a* Algen, *ps* Pseudopodien, *k* Kern, *sc* Skelett, *chr* Chromatophoren.

Außer bei den Radiolarien sind noch bei einigen Foraminiferen, Flagellaten, Ciliaten (Vorticella spec.), Schwämmen und Bryozoen gelbe Zellen gefunden worden, besonders interessant aber erscheint noch ihr Vorkommen bei Convoluta-Arten nach v. Graff und seinen Vorgängern, die mit der oben erwähnten Chlorella führenden Convoluta Roscoffensis ganz nahe verwandt sind; hier haben sich Formen derselben Gattung ganz verschiedene Algen angeeignet. Für die Coelenteraten gilt dasselbe in etwas erweitertem Sinne; denn während Hydra Chlorellen führt, besitzen die Hydrozoen Velella, Porpita usw., sowie die Anthozoen Paralcyonium, Anthea, Aiptasia, Actinia (aurantiaca) usw. gelbe Zellen, und zwar sind solche in den letztgenannten Fällen wiederum den Zellen des Entoderms eingelagert.

Versuche zur Isolierung der Zooxanthellen sind wenige gemacht worden; das ist vielfach auch kaum nötig, denn die Natur unternimmt selber solche Experimente insofern, als die fraglichen Körperchen von vielen Radiolarien im lebenden und, wie es scheint, völlig normalen Zustande abgegeben werden, wenn diese selbst durch Bildung von »Schwärmern« zur Vermehrung schreiten oder wenn sie absterben. An solchen Zooxanthellen

ist auch das beobachtet, was in **1**, 31 über bewegliche Zustände usw. berichtet wurde.

Auch Actinien usw. geben nach Brandt, besonders nach Verdunkelung, lebende Zooxanthellen ab.

Doch dürfte das nicht allgemein sein, denn Famintzin berichtet, daß es ihm ebensowenig wie anderen Beobachtern gelungen sei, die gelben Zellen aus den Acanthometriden zu isolieren oder in natura austreten zu sehen. Letzteres wird verständlich, wenn man bedenkt, daß nach verschiedenen Autoren diese letzterwähnten Zooxanthellen einer Zellulosewandung entbehren, während eine solche sonst überall an den gelben Zellen in typischer Weise wahrnehmbar ist.

Aus solchen Befunden kann man wohl schließen, daß die gelben Zellen ganz analog den grünen in verschiedener Weise an das Leben in den Tieren angepaßt sind; die Verbindung der beiden Kommensalen ist bald eine losere, bald eine festere.

Eine relativ niedrige Stufe des Zusammenlebens scheint bei den meisten Radiolarien insofern vorzuliegen, als ja die Tiere zeitweilig von Zooxanthellen frei sind. Bei der Schwärmerbildung werden (immer?), wie schon erwähnt, die gelben Zellen abgestreift, und jedes junge Individuum muß sich wieder mit Zooxanthellen versorgen. Bis dies geschehen ist, können die Keimlinge gelegentlich ein ziemliches Alter erreichen. Das gilt auch für die Acanthometriden.

Schwierig ist ja auch die Erwerbung einer Zooxanthella nicht, weil diese sich überall im Meer zwischen den Radiolarien herumtreiben.

Wie im einzelnen die Aufnahme von Zooxanthellen in die Radiolarien erfolgt, ist nicht genügend geklärt, noch weniger weiß man, wie andere Tiere mit den fraglichen Algen infiziert werden, nur für Velella ist mir eine Angabe von Murray (bei Geddes) bekannt, wonach deren Gonophoren die Algen vom Muttertier mitbekommen; dem gegenüber steht aber die Angabe von Brandt, daß die Scyphistoma-Larven der Cassiopeia anfangs farblos sind; in sie wandern gelbe Zellen erst ein, wenn sie ein Alter von einigen Wochen erreicht haben.

Um die physiologische Bedeutung der Zooxanthellen in den Tieren zu studieren, brachte Brandt Actinien usw. in mehrfach filtriertes Wasser und belichtete einen Teil derselben, während ein anderer verdunkelt wurde. Die belichteten Tiere waren unverkennbar im Vorteil, lebten lange und vermehrten sich in einem Fall, während die verdunkelten viel rascher zugrunde gingen. Dem Tode ging z. B. bei Aiptasia ein Auswerfen der gelben Zellen voraus, die lebenskräftig und entwickelungsfähig blieben.

Ganz einwandfrei scheinen mir die Versuche noch nicht zu sein, schon deswegen nicht, weil man gegen einfach filtriertes Wasser Bedenken erheben kann; in solchem können noch genug Organismen vorhanden sein, welche das Versuchsresultat beeinflussen. Immerhin wird aus ihnen recht wahrscheinlich, daß die gelben Zellen in der Ernährung der von ihnen bewohnten Tiere eine Rolle spielen. Nur fragt sich, in welcher Weise das geschieht. Brandt gibt an, daß die Radiolarien in der Jugend feste Nahrung aufnehmen, er glaubt aber, daß im Alter die gelben Zellen vollauf genügen, um den Wirt am Leben zu erhalten. Er stellt sich vor, daß dies in derselben Weise geschehe, wie bei den Flechten, nämlich durch Abgabe gelöster Stoffe von der Alge an das Tier.

Bütschli hat aber unter anderen darauf hingewiesen, daß die Radiolarien doch jederzeit in der Lage seien, feste Nahrung neben derjenigen zu verarbeiten, welche event. die gelben Zellen liefern, und Famintzin

fand, daß bei allen Radiolarien ebenso wie bei mehreren Actinien ein Teil der gelben Zellen verdaut wurde. Er schließt daraus, daß im wesentlichen die Ernährung so erfolgt, wie bei Hydra, und daß auch die stärkeähnlichen Massen, welche isoliert im Plasma der Radiolarien gefunden werden, nicht eigene Produkte dieser, sondern, wie bei Hydra u. a., Reste halbverdauter Zellen sind.

Größere Algen in Schwämmen.

Die Schwämme sind offenbar sehr aufnahmefähig für die verschiedensten Algen, und so finden wir Vertreter fädiger Chlorophyceen und sogar Florideen mit ihnen vereinigt.

Den einfachsten Fall beschreibt wohl Schmitz. Unter dem Namen Gelidium pannosum erwähnt er eine Floridee, welche ein breites, flaches Polster bildet. Dieses besteht aus unregelmäßig verzweigten, »sparrig spreizenden« Fäden, die sich durch Haftorgane gegenseitig zu einem

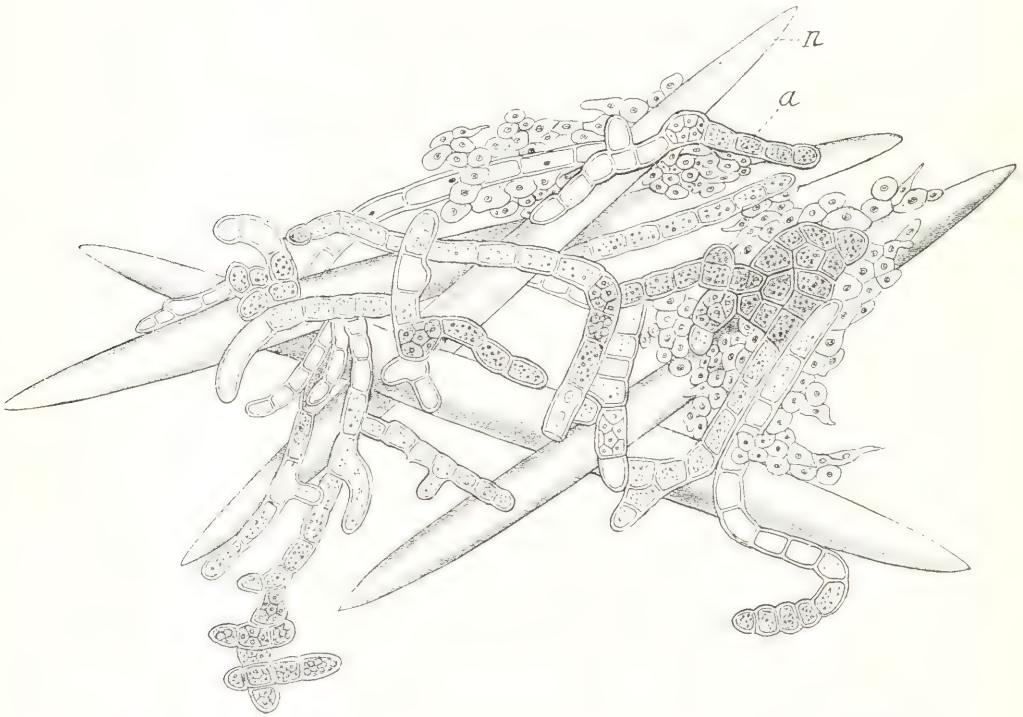


Fig. 612 n. Weber van Bosse. »*Trentepohlia*« (*a*) in einem Schwamm, besonders die Nadeln (*n*) überziehend.

Netzwerk verketten. Der Wuchs gleicht also etwa dem einer Boodlea (**1**, 260). Abbildungen liegen mir leider nicht vor. Zwischen den Maschen jenes Netzes findet sich nun ein Schwamm, der die Hohlräume als Wohnung benutzt. Er läßt aber einzelne Stellen des Polsters frei, und da an den schwammfreien Thallusabschnitten die Sprosse ebenso gebaut sind wie an den schwammdurchsetzten, handelt es sich hier wohl nur um die

Aufsuchung einer Wohnung durch den Schwamm, nicht aber um eine wesentliche gegenseitige Beeinflussung. Das gilt auch wohl bezüglich der von Lieberkühn erwähnten Schwämme, welche eine Polysiphonia umwachsen, ohne deren Struktur zu ändern.

Umgekehrt dürfte es sich um ein Einmieten der Alge handeln bei der Trentepohlia spongophila, welche Weber van Bosse in Ephydatia (Spongilla) fluviatilis entdeckte. Die Alge bildet auf und in dieser grüne Flecken, welche nicht selten auch zusammenfließen. Aber einzelne Teile des Schwammes dürften immer frei bleiben. Ob wirklich eine Trentepohlia vorliegt, mag dahingestellt sein; ich würde die Alge lieber zu den Chaetophoreen bringen, Magnus nennt sie Gongrosira.

Fig. 613. *Marchesettia spongioides* n. Askenasy. *1* Zweig derselben mit abgebrochenen Seitentrieben. *2* Längsschnitt durch ein Astende. *3* Querschnitt durch einen Zweig. *a* Alge, *sw* Schwamm.

Das Pflänzchen bildet kurzgliederige, verzweigte Fäden, welche das Gewebe des Schwammes durchwachsen und mit besonderer Vorliebe um die Kieselnadeln desselben pseudoparenchymatische Scheiden bilden (Fig. 612). Die Gliederzellen bilden Zoosporen (Gameten?), welche zu neuen Fadensystemen, vielleicht zum Theil in demselben Schwamm werden.

Als einfacher Endophyt muß auch wohl das Rhodochorton membranaceum gelten, das F. E. Schultze an den Hornfasern und zwischen deren sich konzentrisch umschließenden Lamellen fand. Es lebt hier wie bei Sertularia (S. 308). Auch das von Lieberkühn in ähnlicher Lage aufgefundene Callithamnion wird ein Rhodochorton sein.

Eine eigentliche Symbiose dürfte aber bei dem Ceratodictyon (Marchesettia) spongioides Zanard. vorliegen, welches schon von Semper beobachtet, von Hauck, Marchesetti und Askenasy, auch von Schmitz (Engler-Prantl) mehr oder weniger ausführlich beschrieben wurde.

Die einzelnen Sprosse unserer Alge sind vielzellig, reich verzweigt (Fig. 613, *2*, *3*) und wiederum mit Hilfe von Haftorganen, die wohl an den Zweigspitzen entstehen, zu einem dichten Netzwerk verkettet. Die Maschen desselben werden nun von der Masse des Schwammes ausgefüllt (Fig. 613, *3*),

und die ganze Alge wird auch auf ihrer Außenseite vom Schwamm netzig überzogen, kommt also mit dem Seewasser kaum in Berührung; nur die fruchttragenden Sprosse treten am Gipfel aus der Masse frei hervor. Für die Mundöffnungen der Spongie sind im Netzwerk des Algenkörpers größere Maschen vorgesehen resp. ausgespart, und so unterliegt es keinem Zweifel, daß hier sehr enge Beziehungen zwischen den beiden Organismen vorhanden sind. Fraglich ist nur, wer von beiden bei diesem Zusammenleben

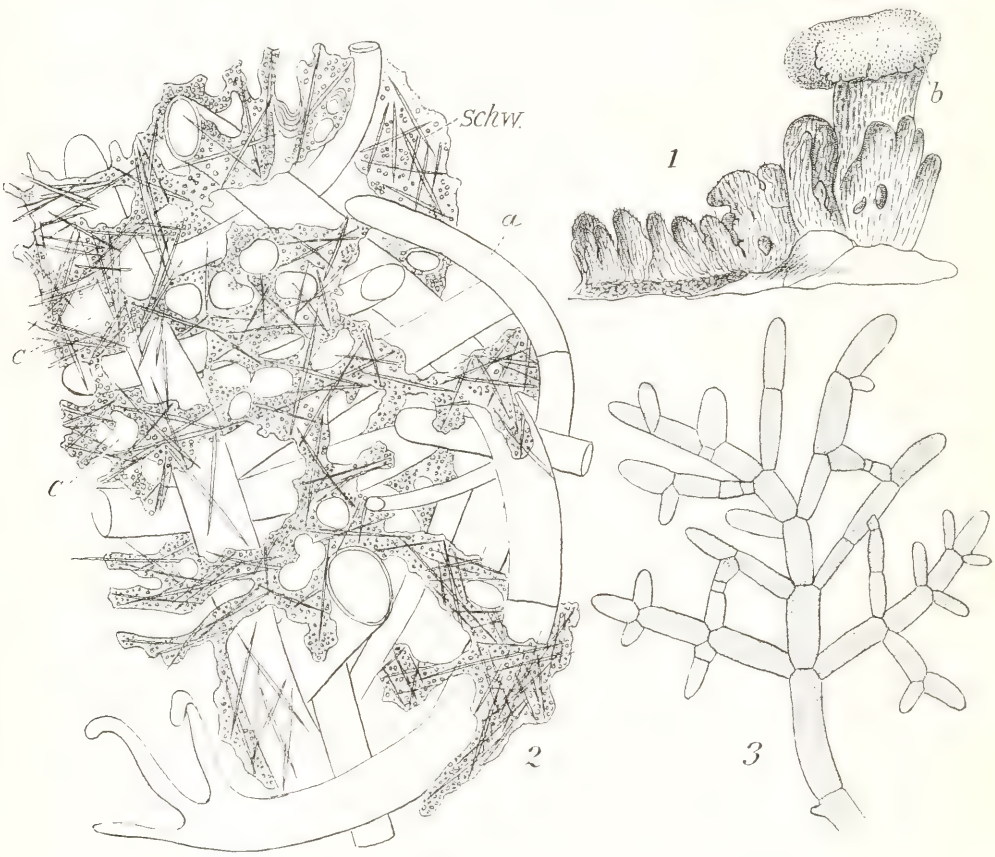


Fig. 614 n. Weber van Bosse. *1 Halichondria* mit *Struvea*, welche bei *b* hervortritt. *2* Stück eines Querschnittes aus dem Schwamm (*schw*), dessen Kanäle (*c*) von der Alge (*a*) durchwachsen werden. *3* Die *Struvea* isoliert.

dominiert. Im allgemeinen ist man geneigt anzunehmen, daß der Schwamm im wesentlichen die Form bestimme. Doch ist das nicht erwiesen, weil der Beginn der Symbiose niemals zur Beobachtung kam. Wahrscheinlich ist das Eindringen der Alge in den Schwamm, weil man letztere bislang niemals, den Schwamm dagegen häufiger isoliert beobachtete, ja sogar vermutete, daß verschiedene Schwämme das nämliche Ceratodictyon aufzunehmen imstande sind.

Freilich halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß die Floridee unerkannt ebenfalls im Freien lebt. Ein solcher Gedanke wird nahe gelegt durch die Befunde von Weber van Bosse. Diese Forscherin fand in dem

Schwamm Halichondria eine grüne Alge eingeschlossen, welche mit Struvea (**1**, 267) minutula Kütz identisch sein dürfte. Diese Alge ist von den verschiedensten Standorten isoliert bekannt. Der Schwamm bildet Polster, von welchen sich mehr oder weniger starke Vorsprünge warzenartig erheben (Fig. 614, *1*). Grüne Algenfäden, welche unregelmäßig verzweigt und an manchen Stellen mit Querwänden versehen sind, durchwachsen die Kanäle des Schwammes (Fig. 614, *2*) und durchziehen so Polster und Warzen. Man würde sie kaum zur Struvea hinzuzählen, wenn nicht einzelne Warzen eine besondere Ausbildung erführen. Sie vergrößern sich nämlich etwas (Fig. 614, *1, b*) und lassen an ihrem Scheitel die Algen pinselförmig frei hervortreten, die nun hier, nicht mehr in direkter Berührung mit dem Tier, sich zu normalen Sprossen der Struvea (Fig. 614, *3*) entwickeln. Danach unterliegt es keinem Zweifel, daß hier der Schwamm einen bestimmenden Einfluß auf die Wachstumsweise der Alge ausübt.

Die eingeschlossenen Fäden der Struvea sind nach Weber van Bosse höchst wahrscheinlich identisch mit der Spongocladia vaucheriaeformis Areschoug, welche wohl zuletzt Murray und Boodle bearbeitet haben; und es ist nun zu untersuchen, ob alle Spongocladia-Arten, welche diese und andere Autoren aufführen, als modifizierte Fäden anderer Siphonocladiaceen aufzufassen sind. Freilich bedarf dann wohl die Sporenbildung, welche Murray und Boodle schilderten, ebenso erneuter Prüfung, wie die Angaben und Abbildungen von Hauck.

An solche einigermaßen gut bekannte Fälle schließen sich noch manche andere an, z. B. fand Schmitz Codiophyllum (Thamnoclonium) decipiens in einem Schwamm, Carter erwähnt ein Thamnoclonium flabelliforme in Spongien. Lieberkühn sah einige andere Florideen in ähnlicher Lage usw. Diese Fälle sind aber alle nicht genügend untersucht und nicht einmal ganz unwidersprochen; deshalb möge nur flüchtig auf sie hingewiesen sein und ebenso auf die Entdeckung von Cyanophyceen usw. in Schwämmen durch F. E. Schultze u. a.

Ziehen wir das Fazit aus unserem Bericht über das Vorkommen von Algen in Tieren, so kann man wohl eine vollständige Reihe aufstellen, welche beginnt mit Fällen, in welchen nur ein lockerer und gelegentlicher Verband zwischen den Genossen hergestellt wird, und endigt mit anderen, in denen der eine ohne den anderen dem Tode verfallen ist. Beispiele der ersten Art wären bei Formen wie Frontonia (S. 367), solche der letzten bei Convoluta zu suchen und ließen sich wohl nicht nur unter den grünen, sondern auch unter den gelben Formen finden. Freilich, welchen Platz in einer solchen Reihe das eine oder andere Tier resp. die fragliche Alge einzunehmen hat, das ist mangels genügender Untersuchung oft recht schwierig zu sagen, und besonders bei den schwammbewohnenden Algen ist man vollends im Unklaren über die Funktionen, welche einem der beiden Kommensalen zukommen.

Trotzdem, glaube ich, darf man sagen, daß eine eigentliche Symbiose, wie sie bei den Flechten so häufig vorkommt, hier weit seltener ist, wenigstens scheint es mir eine sonderbare Symbiose, wenn der eine den anderen auffrißt, wie das sogar Hydra mit den grünen und erst recht die zahlreichen Radiolarien mit den gelben Zellen tun. Im günstigsten Fall könnte man hier von einem Helotentum reden, wie das Schwendener zunächst bezüglich der Flechten tat, aber auch dieser Ausdruck trifft nicht ganz das richtige, er ist fast zu zahm.

Von einer Symbiose in demselben Sinne wie bei den Flechten kann man wohl nur bei Convoluta und ähnlichen Tieren sprechen. Hier werden die Algen sorgsam gehütet, und beide Organismen gehen, so weit wir wissen, gemeinsam zu grunde. Hier darf man aber auch annehmen, daß das Zusammenleben nicht erst von heute datiert, sondern man muß schließen, daß die Gemeinschaft, in früherer Zeit entstanden, momentan zu einer fast unzerstörbaren geworden ist. Das ist anders bei den niederen Gliedern der vorerwähnten Reihe. Da hängt es vom Zufall ab, ob ein Tier Algen findet, es kann sich dieselben beliebig einverleiben, und seine Nachkommen mögen, wenn es ihnen nicht paßt oder nicht glückt, auf erneute Aufnahme verzichten.

Literatur.

Artari, A., Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen. Ber. d. d. bot. Ges. 1902. **20.** p. 172.

—— Über die Bildung des Chlorophylls durch grüne Algen. Das. 1902. **20.** p. 201.

Askenasy, E., Algen (v. d. Gazelle-Expedition). Forschungsreise S. M. S. Gazelle 1874—1876. Bd. 4. Botanik. Berlin 1889.

Baranetzki, Beiträge zur Kenntnis der Flechtengonidien. Mélanges biol. de l'Acad. de St. Pétersbourg. 1867. **6.** Pringsh. Jahrb. 1868. **7.**

Bary, A. de, Morphologie und Biologie der Pilze. 1. Aufl. 1866. 2. Aufl. 1884.

Beijerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48.** p. 725.

—— Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. und Parasiten-Kunde. 1. Abt. 1893. **13.** p. 368.

Bonnier, G., Recherches sur la synthèse des Lichens. Ann. sc. nat. bot. 7. sér. **9.** 1889. p. 1.

Bornet, E., Recherches sur les gonidies des Lichens. Ann. sc. nat. bot. 5. sér. **17.** p. 1.

Brandt, K., Die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren. 1. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1882. p. 125. 2. Mitt. Zoolog. Stat. Neapel 1883. p. 191.

Bütschli, O., Protozoen. Bronn's Klassen u. Ordn. des Tierreiches. Bd. I.

Carpenter, P. H., On the supposed presence of symbiotic algae in Antedon rosea. Quarterly Journ. of micr. sc. New Ser. **27.** p. 379.

Carter, Parasites of the Spongida. Ann. Mag. nat. hist. 1878. 5. ser. **2.** p. 162.

—— Contributions to our Knowledge of the Spongida. Das. 5. ser. Vol. 3. 1879. p. 344.

Cienkowsky, L., Über Schwärmerbildung bei Radiolarien. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 1871. **7.** p. 372.

Dantec, F. le, Recherches sur la symbiose des algues et des protozoaires. Ann. de l'Institut Pasteur 1892. **6.** p. 190.

Engelmann, Über tierisches Chlorophyll. Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. 1883. **32.** p. 80.

Entz, G., Über die Natur der Chlorophyllkörperchen niederer Tiere. Biolog. Zentralbl. 1881. **1.**

—— Das Konsortialverhältnis von Algen und Tieren. Das. 1882. **2.** p. 451.

Famintzin, A., Beitrag zur Symbiose von Algen und Tieren. I. II. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. 1889. 7. sér. **36.** III. Das. 1891. 7. sér. **38.**

—— und Baranetzky, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Gonidien- und Zoosporenbildung bei Physcia parietina de Not. Bot. Ztg. 1867. **25.** p. 189. 1868. **26.** p. 169.

Frank, A. B., Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beitr. z. Biol. d. Pfl. 1876. **2.** p. 123.

Geddes, P., On the nature and functions of the »Yellow Cells« of Radiolarians and Coelenterates. Proceed. of the royal soc. of Edinburgh. 1881/82. **11.** p. 377.

— A Re-Statement of the Cell-Theory usw. Das. 1882/84. **12.** p. 266.

Glück, H., Ein deutsches Coenogonium. Flora 1896. **82.** p. 268.

Graff, L. v., Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreich. Zool. Anzeiger 1884. **7.** p. 520.

—— Die Organisation der Turbellaria acoela. Mit einem Anhang über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta Roscoffensis von G. Haberlandt. Leipzig 1891.

Gruber, A., Über grüne Amöben. Ber. der naturf. Ges. zu Freiburg i. Br. 1899. **11.** p. 59.
Haberlandt, G., s. Graff.
Häckel, E., Entwurf eines Radiolarien-Systems auf Grund von Studien der Challenger-Radiolarien. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. 1882. **15.** p. 418.
—— Über die Ordnungen der Radiolarien. Das. 1884. **17.** p. 18.
Hamann, Entstehung und Entwickelung der grünen Zellen bei Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. **37.** p. 458.
Hauck, F., Über das Vorkommen von Marchesettia spongoides Hauck in der Adria usw. Hedwigia 1889. **28.** p. 175.
—— Cenni sopra alcune alghe del Oceano Indico. Atti del Mus. civ. di storia nat. Trieste. 1884. **12.**
Hertwig, R., Zur Histologie der Radiolarien. Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Sphaerozoiden und Thalassicolliden. Leipzig 1891.
—— Der Organismus der Radiolarien. Jen. Denkschr. 1879. 2^3.
Itzigsohn, H., Kultur der Glaucogonidien von Peltigera canina. Bot. Ztg. 1868. **26.** p. 185.
Jennings, A. V., Note on the occurrence in New-Zealand of two forms of peltoid Trentepohliaceae and their relation to the Lichen Strigula.
—— On two new species of Phycopeltis from New-Zealand. Proc. R. soc. of New-Zealand. 1895. **3.**
Kessler, Zoochlorella. Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose. Arch. Anat. u. Physiol. Abt. f. Physiol. 1882. p. 490.
Lankester, R. E., On the Chlorophyll-corpuscules and amyloid deposits of Spongilla and Hydra. Quart. Journ. of micr. sc. 1882. **22.** p. 229.
—— Archerina Boltoni a chlorophyllgenous Protozoon allied to Vampyrella Cienk. Das. 1885. **25.** p. 61.
Lieberkühn, N., Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1859. p. 363.
Magnus, P., Eine kurze Bemerkung zur Cladophora spongophila Koorders. Beibl. Hedwigia. **41.** p. 23.
Marchesetti, C., Sul un nuovo caso di simbiosi. Atti del Museo Civ. di storia naturale. 1884. **7.** p. 239.
Möller, A., Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Unters. aus d. bot. Inst. Münster i. W. 1887.
—— Über eine Telephoree, welche die Hymenolichenen Cora, Dictyonema und Laudatea bildet. Flora 1893. **77.** p. 254.
Murray, G., and Boodle, L. A., On the structure of Spongocladia Aresch. with an account of new forms. Ann. of bot. 1888/89. **8.** p. 169.
Reed, M., Two new Ascomycetous Fungi parasitic of marine Algae. Univers. of California. Publications. Botany. 1902. **1.** Nr. 2.
Reess, M., Über die Entstehung der Flechte Collema glaucescens. Monatsber. d. Berliner Akad. 1871.
Reinke, J., Abhandlungen über Flechten. I—V. Pringsh. Jahrb. 1894, **26.** — 1895. **29.**
Schewiakoff, W., Bemerkung zu der Arbeit von Prof. Famintzin über die Zoochlorellen. Biolog. Zentralbl. 1891. **11.** p. 475.
Schmitz, Fr., Marine Florideen von Deutsch-Ostafrika. Engler's bot. Jahrb. 1895. **21.** p. 144. — Florideen in Engler-Prantl. 1^2.
Schultze, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Spongien. VI. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1879. **32.** p. 147. VIII. 1880. **33.** p. 1.
Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägeli's Beitr. z. wiss. Botanik. Heft 2 u. 4. 1860 u. 1868.
—— Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm. Basel 1869.
—— Die Flechten als Parasiten der Algen. Verh. d. Basler Naturf. Ges. 1873.
Stahl, E., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Flechten. Leipzig 1877.
Treub, M., Lichenenkultur. Bot. Ztg. 1873. **31.** p. 720.
Ward, M. H., Structure, development and life-history of a tropical epiphyllous Lichen (Strigula complanata Fee). Transact. of the Linnean soc. of London 1884. Bot. 2. ser. Vol. 2. pt. 6. p. 87.
Weber van Bosse, A., Études sur les algues de l'archipel Malaisien. Ann. du jard. Bot. de Buitenzorg. 1890. **8.** p. 79.
Weltner, W., Spongillidenstudien II. Arch. f. Naturgesch. Jahrgang 1893. **1.**

XI. Hilfsmittel und Arbeitsmethoden.

1. Arbeitsstätten.

Auch ohne einen komplizierten Apparat können mannigfaltige Untersuchungen an Algen sehr wohl ausgeführt werden, z. B. haben Pringsheim, Bornet, Thuret u. a. meines Wissens in den fünfziger und sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts außer dem Mikroskop und den unerläßlichen Präparierinstrumenten nichts anderes als einige Glasgefäße zur Verfügung gehabt, in welchen das Untersuchungsmaterial Aufnahme fand. In dem Maße indes, als die botanischen Institute sich vervollkommneten, wurde auch für die Algenuntersuchung das Bedürfnis nach ausgiebigeren Hilfsmitteln ein größeres, und besonders mußte mehr und mehr der Wunsch auftauchen, alle modernen Hilfsmittel unserer Laboratorien unmittelbar an der See zur Verfügung zu haben. Nur dort ist ja frisches Material ständig zu haben, und nur dort, nicht im Binnenlande, lassen sich — vorläufig wenigstens — zahlreiche biologische, physiologische und entwickelungsgeschichtliche Fragen mit Erfolg in Angriff nehmen.

So war es denn mit Freuden zu begrüßen, daß die zu Beginn der siebziger Jahre begründeten zoologischen Stationen — Neapel voran — auch den Vertretern der Schwesterwissenschaft ihre Pforten öffneten, und noch erfreulicher ist es, daß man heute nicht mehr zoologische Stationen, sondern biologische Anstalten gründet, die mit allen erforderlichen Apparaten ausgestattet sind.

Kaum ein Kulturstaat entbehrt deren heute. Sie alle aufzuzählen ist nicht meine Absicht, ebensowenig kann ich hier eine Anweisung für den Besuch der verschiedenen Institute geben. Für uns Deutschen kommen außer den botanischen Instituten der an oder nahe dem Meer gelegenen Hochschulen Helgoland auf der einen, Neapel und Rovigno auf der anderen Seite in Frage. Helgoland wird man am besten im Mai—Juni und August bis September, Neapel und Rovigno im Frühling besuchen, doch ist zu erwägen, daß an der Küste Istriens die Vegetation gewöhnlich um einige Wochen später zur Entwickelung kommt als in Neapel.

Auch zu anderen als den angeführten Zeiten sind natürlich gewisse Algen zu finden, und jeder, der die eine oder andere Station besuchen will, muß sich selbstverständlich aus der Literatur und brieflich informieren; das braucht kaum gesagt zu werden. Nur eines möchte ich hier betonen: es genügt für die meisten Untersuchungen nicht »rasch mal« nach Neapel oder Helgoland zu fahren. Einige Wochen Aufenthaltes an den genannten Orten mögen ausreichen, um Anfänger über das Leben im Meer zu informieren (und das ist ja auch nicht nutzlos), ev. auch, um das eine oder andere Material zu sammeln und zwecks späterer Bearbeitung zu konservieren. Zum gründlichen Arbeiten aber genügt eine kurze Zeit fast niemals, man sollte zur Durcharbeitung biologischer Probleme die nötige Muße haben — anderenfalls verzichte man lieber.

Besonders aber wäre zu wünschen, daß die kurzen und unvollständigen Mitteilungen, die aus einem ebenso kurzen Aufenthalt an der See resultieren, aus der Literatur verschwinden. Sie bringen meistens recht wenig. Oft schienen sie mir nur diktiert durch den Wunsch, über die Reisen, die von Regierungen, Akademien usw. unterstützt waren, Rechenschaft zu geben. Die Behörden sollten sich auch mit unveröffentlichten Berichten begnügen.

Den Meeresstationen sind solche an größeren Süßwasserseen (z. B. in Plön) gefolgt. Auch sie können für manche Fragen einen erheblichen Wert haben, im großen und ganzen aber haben sie bislang nicht die Bedeutung gewonnen wie die Anstalten an der See. Das hat wohl seinen Hauptgrund in der Tatsache, daß eine große Zahl der Süßwasseralgen den meisten Botanikern direkt in der Nähe ihrer täglichen Arbeitsstätten zur Verfügung steht.

Gelegentlich kann es zweckmäßig sein, die Station direkt auf das Wasser zu verlegen, d. h. sie schwimmen zu lassen. Besonders in Nordamerika sind solche Laboratorien eingerichtet worden, und Lauterborn plant neuerdings eine schwimmende Station auf dem Rhein. Der unverkennbare Vorzug solcher Einrichtungen besteht in der Möglichkeit, den Ort zu wechseln und damit den Fundstätten der Pflanzen und Tiere nachzugehen; dafür muß man aber auch manche Nachteile in den Kauf nehmen. Man wird ohne einen sehr großen Kostenaufwand ein Schwimmlaboratorium niemals so vollständig ausrüsten können wie ein festes auf dem Lande.

Die Arbeiten auf den Meeresstationen bedürfen aber noch der Ergänzung durch Untersuchungsfahrten auf die hohe See hinaus, und tatsächlich sind ja schon seit langer Zeit und wiederholt von verschiedenen Staaten Tiefseeexpeditionen mit großem Erfolg ausgesandt worden, ihnen sind spezielle Planktonexpeditionen gefolgt. Die zu solchen Reisen verwendeten Schiffe waren stets mit Laboratorien ausgerüstet, deren Einrichtung sich in der Neuzeit immer mehr vervollkommnet hat.

Immerhin geschahen diese Fahrten regellos. Seit dem Jahre 1899 aber haben Deutschland, Skandinavien, England, Rußland sich über regelmäßige Untersuchungsfahrten geeinigt und zu diesem Zweck eigene Dampfer beschafft. Deutschland ließ den Spezialdampfer »Poseidon« bauen, der natürlich nicht für die Botanik allein bestimmt ist, sondern für die gesamte Meereswissenschaft. Über die Verteilung der Arbeit auf verschiedene Gebiete geben die Protokolle der Konferenzen in Stockholm und Christiania Aufschluß. Aus diesen ist auch ersichtlich, daß eine Zentrale geschaffen wird zwecks Kontrollierung der Apparate, welche von einheitlichen Gesichtspunkten gemeinsam ausgewählt werden.

2. Der Fang.

Um die festgewachsenen Algen (Benthos) an ihren natürlichen Stand- *Benthos.*
orten zu studieren, und um dieselben vernünftig einzusammeln, bedarf es natürlich keines großen Apparates, solange sich die Pflanzen vom Strande oder vom Boot aus erreichen lassen; sobald es sich aber um tiefer wachsende Arten handelt, bleibt nichts anderes übrig als zu mehr oder weniger komplizierten Apparaten seine Zuflucht zu nehmen.

Unter diesen steht der Taucherapparat zweifellos obenan, nur er gestattet es dem Botaniker in gewisse Tiefen hinabzugelangen, die Algen an ihren Wohnplätzen zu beobachten und sich das herauszusuchen, was ihm passend erscheint. BERTHOLD hat durch Tauchen manches erreicht: leider aber scheint mir dieses direkte Botanisieren auf dem Meeresgrunde noch viel zu wenig in Anwendung gebracht zu werden. Es gehört ja kaum zu den Annehmlichkeiten des Lebens, aber es hilft nichts!

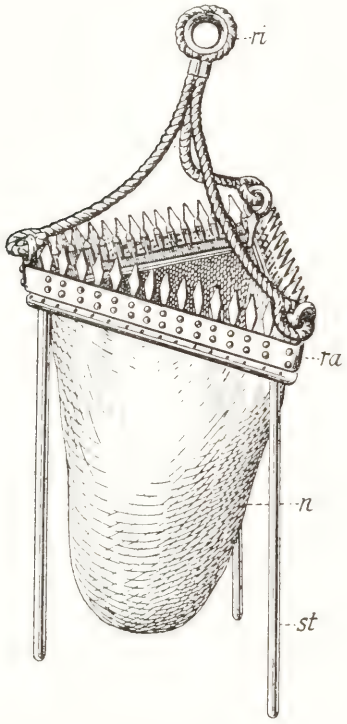


Fig. 615. Dredsche n. REINKE. *ra* Rahmen, *n* Netz, *ri* Ring, *st* Stäbe.

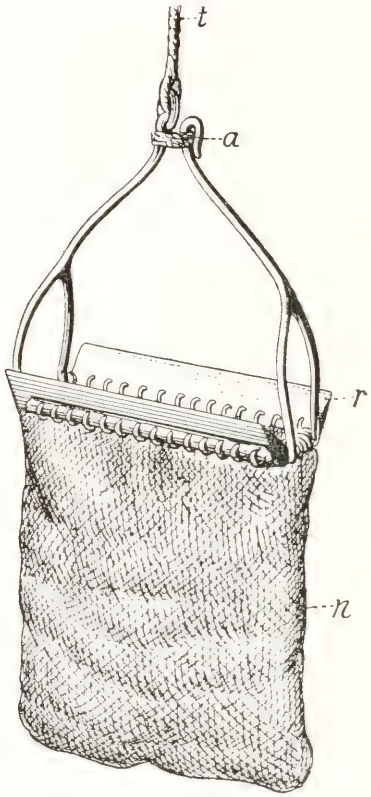


Fig. 616. Dredsche n. WHYVILLE THOMSEN. (CHALLENGER.) *r* Rahmen, *n* Netz, *t* Tau zum Aufholen usw., *a* Strick, dazu bestimmt, beim »Festkommen« des Netzes zu reißen.

Freilich sind dem Tauchen nicht bloß durch die Kostspieligkeit des Verfahrens Schranken gesetzt, sondern auch durch die Unmöglichkeit über gewisse mittlere Tiefen hinab vorzudringen. Deshalb gilt es, einen mehr oder weniger guten Ersatz für jenes Hilfsmittel zu finden, und der ist tatsächlich in allerlei Apparaten gegeben, die Algen aus der Tiefe heraufschaffen, die freilich aber, das sei betont, niemals genaue Auskunft geben über die Art, wie sie dort unten wuchsen.

Aus geringen Tiefen kann man festsitzende Algen einfach mit einem Gartenrechen (Harke) heraufholen, in anderen Fällen, wo es sich um Loslösung von recht fester Unterlage handelt, verwendet man besser den sog. Kratzer, der z. B. bei NEUMAYR abgebildet ist. Es handelt sich im we-

sentlichen um ein kleines Netz mit gestieltem dreiseitigen Rahmen. Eine Seite dieses Rahmens ist abgeflacht, nach auswärts gebogen und geschärft.

Die Neapler Stationsfischer verwenden mit großem Erfolg einen Meißel resp. schmalen Spaten an langer Stange. Mit diesem werden die Algen losgelöst und fallen in ein darunter gehaltenes Netz, das ebenfalls von langem Stiel getragen wird.

Für große Tiefen freilich kommen diese Fanggeräte kaum in Frage, da muß man das seit alten Zeiten in verschiedenster Form verwandte Grundnetz, die Dredsche, verwenden.

Die bekannteste Konstruktion ist folgende: Ein dreiseitiger Eisenrahmen (*ra*, Fig. 615) trägt an der einen Seite einen starken Netzbeutel (*n*), auf der anderen Seite aber laufen von seinen drei Ecken Eisenstäbe oder Taue, Ketten usw. in einen Ring (*ri*) zusammen.

Will man dredschen, so knüpft man ein Tauende in jenen Ring, läßt bei ruhendem Schiff das Netz auf den Meeresgrund hinab und rudert, segelt oder dampft langsam vorwärts, indem man reichlich Leine nachgibt. Nun legt sich eine der drei Rahmenseiten auf den Meeresboden und wird über den Grund geschleift. Dabei werden zahlreiche Algen abgerissen, fallen in den Netzbeutel und können später mit diesem heraufgeholt werden.

Reinke hat an der vorderen Rahmenseite noch Zähne angebracht (Fig. 615), die das Losreißen der Algen vom Substrat erleichtern sollen. Sie sind für manche Fälle nützlich, im übrigen wirken Dredschen auch ohne diese, wie zahlreiche Forscher konstatiert haben, erfolgreich. Außerdem muß betont werden, daß die fraglichen Netze nicht unbedingt dreiseitig sein müssen. Schmal rechteckige Rahmen tun ihre Schuldigkeit (Fig. 616), und besonders auch eine Form, die Fol angegeben hat. Die langen, geraden Rahmenstücke der Fig. 616 sind hier ersetzt durch andere, welche halbkreisförmig nach rückwärts gebogen sind. Solche legen sich dem Boden sehr gut an und wirken, wie ich mich überzeugen konnte, recht kräftig.

Das Netz ist am Hinterende nicht fest geschlossen, sondern einfach zugebunden. Diese auch an anderen Konstruktionen vorhandene Einrichtung ist angenehm, weil sie leichtes Entleeren des Netzes ermöglicht.

Die Vorzüge und Nachteile der erwähnten und nicht erwähnten Netze zu diskutieren, scheint mir nicht erforderlich zu sein. Ich bemerke nur, daß die in Fig. 615 gezeichneten Stäbe, welche dazu bestimmt sind, Netz und Rahmen in der richtigen Lage zu halten, von vielen Forschern für entbehrlich gehalten werden.

Die Technik des Dredschens muß man ebenso erlernen wie der Fischer sein Handwerk. (Anweisungen dazu und Spezialberichte finden sich übrigens in zahlreichen Werken, besonders auch in den Berichten über die großen Meeresexpeditionen, s. Lit.). Sache der Überlegung ist es dann, sich in jedem einzelnen Fall den Verhältnissen anzupassen; für größere Meerestiefen z. B. muß man schwere oder stark beschwerte Apparate anwenden. Daß man aber auch unter ungünstigen Bedingungen noch dredschen kann, zeigt der Bericht Kjellman's. Er dredschte unter dem Polareis, indem er die Leine mit Hilfe von Löchern unter demselben durchbrachte.

Über die Wirkungen der Dredsche wird man sich im klaren sein: sie liefert viel, aber gewiß nicht alles. Was sie zurückläßt, kann man nicht wissen; zudem arbeitet sie nur gut auf horizontalem und mäßig geneigtem Boden, an sehr steilen Hängen und vertikalen Wänden scheint sie mir wenig zu leisten, und unbrauchbar ist sie natürlich für die Gewinnung des

Materials von überhängenden Felsen. Solchen Lokalitäten kann wohl nur der Taucher beikommen.

Plankton. Für den Fang der freischwimmenden Algen, des Planktons, bedarf es besonderer Apparate. Mit den alten Zoologen (Johannes Müller u. a.) kann man im einfachsten Fall Beutel aus Müllergaze (Siebzeug) in der Form eines Schmetterlingsnetzes verwenden, die im Grunde einen Becher aus irgend welcher undurchlässigen Masse tragen. Allein neuerdings ist man, besonders durch Hensen, veranlaßt worden, die Planktonnetze

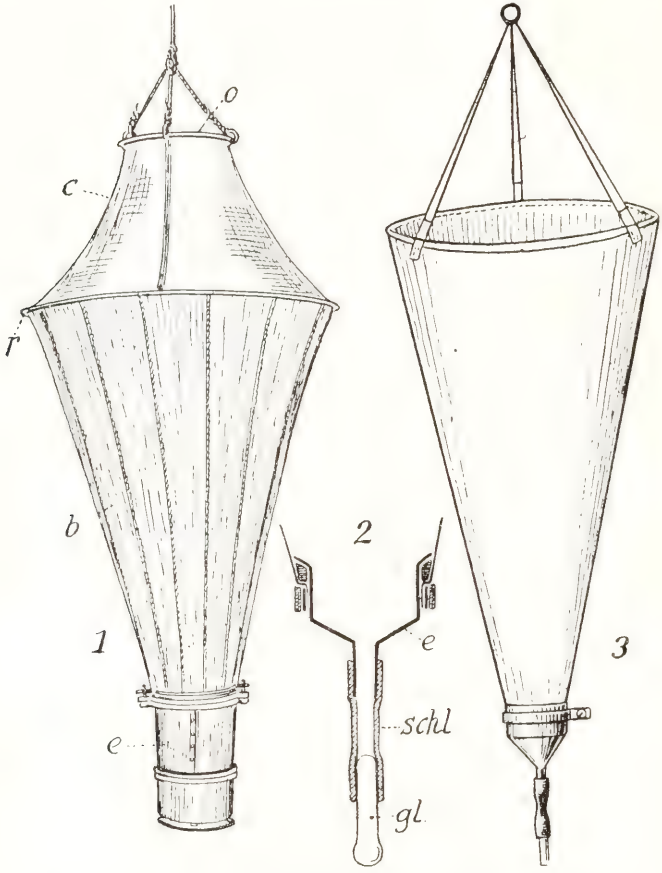


Fig. 617. *1* Hensen's Planktonnetz n. Schütt. *2*, *3* Planktonnetz n. Amberg. *r* Netzreifen, *b* Netzbeutel, *e* Eimer, *schl* Kautschukschlauch, *gl* Glasstab, *c* undurchlässiger Konus, *o* Öffnung.

rationeller zu gestalten. Das Hensen'sche Netz (Fig. 617, *1*) besitzt einen Metallreifen (*r*), an welchem ein konischer Netzbeutel (*b*) befestigt ist. Die Spitze des Beutels geht in einen Eimer (*e*) über, der aus zwei Hälften zusammengesetzt ist, einer oberen, deren Wandung aus Müllergaze mit Messingstützen besteht, und einer unteren, die aus Metall konstruiert ist. Der ebenfalls metallische Boden des Eimers besitzt ein mittelst Schraube oder Stopfen zu schließendes resp. zu öffnendes Loch.

Der Netzreifen trägt natürlich die Leinen zum Halten des Apparates,

und außerdem ist ihm nach oben hin ein abgestumpfter Kegel (*c*) mit mäßig großer Öffnung (*o*) aufgesetzt.

Der Konus *c* besteht aus undurchlässigem Stoff. Da seine Öffnung verschieden groß gestaltet werden kann, hat man es in der Hand, diese Einflußöffnung weit kleiner zu machen als die Ausflußöffnung, die ja durch die Millionen kleiner Poren in dem Siebzeug repräsentiert ist.

Das beschriebene Netz ist in erster Linie dazu bestimmt, in das Wasser beliebig tief hinabgelassen und dann langsam vertikal aufwärts gezogen zu werden. Bei völlig reinem Wasser und nicht zu rascher Netzbewegung filtriert durch den Apparat eine Wassersäule, deren Durchmesser demjenigen der Konusöffnung gleich ist; dieselbe kann also leicht berechnet werden.

Schweben im Wasser Organismen, so müßten theoretisch alle diejenigen in das Netz aufgenommen werden, welche sich in der Wassersäule vertikal über der Einflußöffnung befinden; in praxi geht die Sache kaum so quantitativ, wie wir unten noch näher zeigen werden: immerhin gelangt eine große Masse der Planktonorganismen durch die Netzbewegung in den Beutel und bleibt größtenteils an dessen Innenseite kleben. Von dieser wird sie nach dem Aufholen in den Eimer gespült, indem man den Strahl einer Spritze (am besten bei großen Netzen den einer Dampfspritze) auf die Außenseite des Netzes richtet oder aber die Innenseite mit Hilfe einer Gießkanne oder anderer ähnlicher Instrumente behandelt.

Aus dem Eimer zapft man den Fang in Gläser unter Öffnung des an seinem Boden befindlichen Stopfens.

Dem Hensen'schen Netz sind andere nachgebildet, die ich im einzelnen nicht erwähne, nur auf das Amberg'sche weise ich hin, weil es eine Vereinfachung darstellt, die in gewissen Fällen wohl mit Erfolg benutzt werden kann, wenn sie sich auch wieder dem alten Müller'schen Netz nähert. Der Bau geht ohne weiteres aus Fig. 617, *3* hervor. Der Hensen'sche Konus fehlt, der Eimer ist ein einfacher Kupfertrichter, dessen Ausflußrohr einen Gummischlauch *schl* trägt. Dieser kann einfach durch einen Glasstab (*gl* Fig. 617, *2*) geschlossen werden. Für große Tiefen wird dieses Netz kaum verwendbar sein.

Hensen's u. a. Netze demonstrieren uns die Organismen der von ihnen durchlaufenen und durchfiltrierten Wasserschichten im bunten Chaos, und wir sind nachträglich nicht mehr imstande, zu sagen, welche Algen den oberen, welche den tieferen Regionen angehört haben. Will man darüber informirt sein, so kann man Stufenfänge machen, d. h. man filtriert erst eine Schicht von 10 m durch, darauf eine solche von 20 m usw. Ein Vergleich der Fänge ergibt dann einen Aufschluß über das Vorkommen der einen oder der anderen Form in differenten Tiefen.

Das Verfahren ist mühsam, und deshalb hat man an Stelle der einfachen, offenen Netze Schließnetze konstruiert, d. h. Apparate, welche man geschlossen hinabsenkt, in bestimmter Tiefe öffnet, dann aber wiederum schließt, nachdem sie eine Wasserschicht von gewünschter Dicke durchlaufen haben. Der Mechanismus solcher Schließ- und Öffnungsvorrichtungen ist immer recht kompliziert und deshalb eine Beschreibung derselben in Kürze kaum zu geben. Ich verweise also auf Hensen, Chun u. a. und bemerke nur noch, daß häufig Schiffschrauben en miniature, welche sich bei der Bewegung des Netzes drehen, verwandt werden, um die Öffnungs- und Schließbewegung auszulösen, während man in anderen Fällen für diesen Zweck durchbohrte Metallstücke an der Leine, welche das Netz trägt, hinabgleiten ließ usw. Im kleinen sind auch alle Apparate verwendbar, welche das Schöpfen von Wasser aus großen Tiefen besorgen.

Ich kann um so eher über die größeren Vorrichtungen hinweggehen, als nach Hensen's Angaben kaum eine der vorhandenen Konstruktionen vollkommen tadellos funktionierte, und ähnliches dürfte von den Netzen gelten, welche man benutzte, um eine Wasserschicht horizontal zu durchfischen. Dazu bedarf man eines Netzes, welches bei einer gewissen Geschwindigkeit des Fahrzeuges diesem stets in bestimmter, womöglich leicht einstellbarer Tiefe folgt. Das oben erwähnte Vertikalnetz reicht für solche Zwecke nicht immer aus, es ist z. B. bei einer beschleunigten Fahrt des Schiffes nicht widerstandsfähig genug. Hensen hat daher Metallzylinder mit durchbrochener Wand empfohlen, welche in verschiedener Weise mit Siebstoff ausgekleidet sind. Doch dürften die Erfahrungen, welche man mit ihnen machte, noch kein abschließendes Urteil über ihren Wert gestatten.

Allgemeine Übereinstimmung herrscht nun darüber, daß die verschiedenen Netze, speziell das vertikale, genügend Material liefern, um den Fang qualitativ zu beurteilen. Hensen und seine Schüler glaubten aber auch, daß mit Hilfe jener Instrumente innerhalb der von ihnen selbst angegebenen Fehlergrenzen eine quantitative Aufsammlung des Planktons möglich sei, d. h. daß alle Organismen wirklich in das Netz gelangen und in ihm bleiben, welche vor die Netzmündung kommen, oder anders ausgedrückt, daß die jene Öffnung überlagernde Wassersäule auch quantitativ abfiltriert wird.

Das trifft nun nicht genau zu, man erhält weniger Plankton, als wirklich in der fraglichen Wassersäule vorhanden ist. Allein nach Hensen ist der Ausfall ein relativ konstanter, vorausgesetzt, daß man die Netze stets annähernd gleichsinnig handhabt. Er hat deshalb experimentierend und rechnend einen Koeffizienten bestimmt, der es ermöglicht, aus der im Netz beobachteten Menge des Planktons die wahre Menge desselben im gegebenen Wasserquantum zu berechnen. Andere sind ihm gefolgt und haben den sog. Filtrationskoëffizienten (das Wort scheint mir nicht immer ganz gleichmäßig angewandt zu werden) mehr praktisch bestimmt. Unter diesen erwähne ich Amberg, der unter Schroeter's Leitung folgendermaßen verfuhr: Planktonhaltiges Wasser eines Sees wurde mit Eimern geschöpft und nun ein gemessenes Quantum desselben durch das in Frage kommende Netz, das man wohl einfach aufhängte, filtriert. Das abfiltrierte Plankton wurde bestimmt. Nun zog man das Netz in der üblichen Weise durch das Wasser desselben Sees und bestimmte auch diesen Fang unter Berücksichtigung der durchlaufenen Strecke und der Öffnung des Netzes. Man erhielt weniger und berechnete aus beiden Planktonmengen den fraglichen Koeffizienten.

Allein schon seit längerer Zeit sind Bedenken laut geworden, ob jener Filtrationskoeffizient wohl eine konstante Größe sei, und deshalb hat zuerst Frentzel in Deutschland und gleichzeitig mit ihm Kofoid in Amerika auf die Notwendigkeit hingewiesen, Pumpen anzuwenden. Mit Hilfe eines Schlauches, den man bis in die gewünschten Tiefen hinabhängen läßt, pumpt man Wasser empor, um dann gemessene Quantitäten desselben zu filtrieren. Bachmann, Burkhardt, Lozéron u. a. haben dieses Verfahren für die Schweizer Seen in Anwendung gebracht; zum mindesten gleichzeitig untersuchte Volk auf diesem Wege norddeutsche Süßwasser, besonders die Elbe, und Lohmann stellte später sehr eingehende und kritische Untersuchungen im Meer an. Er hat auch verschiedene Filtriervorrichtungen ausprobiert und entsprechend gewürdigt. Wenn man das heraufgepumpte Wasser durch gehärtete Papierfilter laufen läßt, so erhält man sehr vieles

von dem, was in jenem an Organismen enthalten war. Ganz quantitativ arbeiten aber auch solche Filter nicht. Vielfach muß man Seidentaffet verwenden.

Die Vergleichung der Materialmenge aus dem Netz mit derjenigen, welche die Pumpe, natürlich am gleichen Ort und zu gleicher Zeit, brachte, hat nun überall ergeben, daß mit HENSEN's Netz quantitative Fänge nicht auszuführen sind. Verstopfung des Netzes auf der einen, Durchlässigkeit desselben auf der anderen Seite bedingen die Hauptfehler. Besonders schleimige Organismen verstopfen die Maschen oft derart, daß die Netzwandung überhaupt nicht mehr filtriert, das Ganze gleicht dann einem undurchlässigen Eimer, der natürlich nichts aus der Tiefe mitbringt. Maschenverstopfung machte es z. B. LOZÉRON unmöglich, die Peridineen, welche die Oberfläche des Zürichsees in riesigen Quantitäten bevölkerten, richtig zu fischen, wenn er das Netz aus einiger Tiefe vertikal heraufzog; und WALDVOGEL fing aus ähnlichen Gründen bisweilen in weitmaschigen Netzen mehr, als in engmaschigen. Solche Verstopfung tritt indes nicht immer ein, und der größere Fehler dürfte die Durchlässigkeit sein.

LOHMANN zeigte nun, daß aus 1000 Litern Wasser z. B. von Halosphaera viridis durch das Netz 360, durch die Pumpe 7400 Individuen nachgewiesen werden, von Chaetoceras 44000 im ersten, 150000 im zweiten Fall, von Thalassiothrix 35000 gegen 228000 usw. Die Zahlen bedürfen keines Kommentars, sie zeigen ohne weiteres die eminente Überlegenheit des neuen Verfahrens, das auch deshalb den Vorzug verdient, weil man nicht auf Stufenfänge angewiesen ist, wie beim Vertikalnetz, sondern beliebige Wasserschichten abpumpen kann, je nach der Tiefe, in welche man das Schlauchende führt.

Freilich fehlerlos ist auch dies Arbeitsverfahren kaum; aus verschiedenen Gründen versagt es nach den Autoren bei Tiefen von 100—150 m, bei welchen allerdings recht häufig die untere Grenze des pflanzlichen Planktons erreicht oder gar überschritten ist. Ferner ist noch nicht zu übersehen, ob nicht empfindliche Mikroplanktonten durch die stürmische Strömung in den Pumpen völlig ruiniert werden. Das muß mit anderem untersucht werden.

Mit LOHMANN muß aber ganz besonders betont werden, daß nicht jede Fangmethode für jeden Organismus geeignet ist. Man darf die Dinge nicht über einen Kamm scheren und muß jeweils herausprobieren, was für den gerade verfolgten Zweck von Nutzen ist, und da wird man kaum den Netzen ein für allemal den Abschied geben wollen.

Wir haben bislang von der quantitativen Aufsammlung des Planktons gesprochen und auch bereits einige Zahlen angegeben. Es wäre jetzt zu erörtern, wie das, was man im Eimer des Netzes, oder besser auf dem Filter vereinigt hat, auszuwerten ist.

Die gesamte Menge des Fanges kann man bestimmen, wenn man die Organismen abtötet; sie setzen sich dann etwa wie ein Niederschlag auf dem Boden von Gefäßen nieder und können ihrem Volumen nach mit Hilfe von Meßgefäßen ungefähr bestimmt werden.

So erhält man Annäherungswerte, die unter einander wohl vergleichbar sind. Auch Wägungen kann man machen, kann durch Zentrifugieren mit KRÄMER und DOLLEY die Planktonten isolieren usw. Allein alle diese Methoden haben für den Botaniker nur wenig Interesse, sie laufen im wesentlichen darauf hinaus, zu untersuchen, inwieweit wohl das Plankton Nahrung für Tiere abgeben kann, eine Frage, die natürlich an sich von hoher Bedeutung ist.

Wichtiger ist für den Algologen und Biologen, zu erfahren, ob die verschiedenen Spezies, welche das Plankton zusammensetzen, reichlich oder sparsam vertreten sind, zu wissen, ob eine Art in der einen, eine andere in der anderen Jahreszeit vorkommt, ob eine Spezies die andere ablöst usw.

Völlig konsequent können solche Fragen nach Hensen nur durch Zählung der Individuen jeder Spezies gelöst werden, welche das Netz resp. die Pumpe aus einer bestimmten Wassermasse jedesmal heraufbringt.

Hensen und seine Schüler, sowie nicht wenige andere Gelehrte haben tatsächlich zahlreiche Fänge ausgezählt. Sie nahmen einen gemessenen Bruchteil des Fanges, der in bestimmter Weise aufgeschwemmt war und zählten unter dem Mikroskop die Individuen jeder Art, im wesentlichen mit Hilfe der Methoden, welche auch für Zählung von Blutkörperchen, Hefen usw. üblich sind. Ich verweise auf Hensen, Apstein, Schütt u. a., sowie auf die Vereinfachungen jenes Verfahrens, welche Amberg, Schroeter, Walter u. a., freilich unter dem Widerspruch von Volk anwenden.

Solche Zählarbeit ist natürlich äußerst zeitraubend und mühevoll, sie war zweifellos für zahlreiche Netzfänge verfrüht; denn ein exakter Beweis, daß die Netze quantitativ fischen, war nicht erbracht und wird meines Erachtens nicht erbracht werden können.

Für die im Pumpverfahren gewonnenen Organismen liegt das anders, hier kann wohl Zählung exakte Resultate liefern, aber ich vermag mich des Eindruckes nicht zu erwehren, daß bisweilen zuviel gezählt wird. Die Pflanzengeographie und die Biologie auf dem Lande haben der Zahlen kaum bedurft; die Gewächse, welche zu bestimmter Zeit auf einem Quadratkilometer vorhanden sind, zahlenmäßig festzulegen, erschien bislang unnötig, die Ausdrücke häufig, selten usw. genügten. Dasselbe reicht, wie mir scheint, für viele Fragen des Planktonlebens aus, und so glaube ich, daß nordische (s. Cleve, Gran, S. 338) und schweizer Forscher ganz recht tun, wenn sie in ihren Planktonstudien die Häufigkeit des Vorkommens durch einige konventionelle Zeichen anzugeben sich begnügen.

Damit soll freilich nicht gesagt sein, daß die Zählmethode unter allen Umständen verpönt wäre. Nur sollte man sich die Sache einigemal überlegen, ehe man die große Arbeit auf sich nimmt. Hätte man sich in Kiel und anderswo nicht mit solcher Begeisterung auf die Zahlen gestürzt, man hätte sich viel Arbeit erspart.

Bin ich nun auch nicht imstande, die Zählmethode so hoch zu bewerten, wie es ihr Urheber tut, und vermag ich auch die quantitative Zuverlässigkeit der Hensen'schen Netze nicht anzuerkennen, so bin ich doch weit entfernt, mich dem Häckel'schen nur scheinbar vernichtenden Urteil über Hensen's Bestrebungen anzuschließen. Ich gehe natürlich auf die Diskussion, welche beide Autoren sowie Brandt, Heincke u. a. geführt, nicht ein, und bemerke nur, daß wir ohne Hensen nicht die Kenntnis vom Plankton hätten, die wir heute unser eigen nennen. Gewiß, manche Forscher vor ihm, z. B. Johannes Müller, haben schon Auftrieb gefischt, aber erst seit der Planktonexpedition ist neues Leben in diesen Zweig der Wissenschaft gekommen, durch sie sind erst andere Hochsee- und Binnenseeunternehmungen möglich geworden, und alle diese haben viel des Neuen zutage gefördert. Ob man sich einmal dabei verzählt hat, tut nichts zur Sache. Gibt es eine Wissenschaft, die nicht gegen den Wind aufkreuzen müßte?

3. Transport.

Algen lebend von einem Ort zum anderen zu schaffen, ist nicht so schwierig, wenn man nur einige Vorsicht übt.

Für viele Fälle (speziell für Süßwasseralgen) genügt es, dieselben aus dem Wasser herauszuheben, sie in reines Papier einzuwickeln und dann in der Botanisiertrommel heimzutragen; in anderen Fällen, besonders wenn es sich um Meeresalgen handelt, muß man Gefäße mit Wasser verwenden. In letztere setze man nicht zuviel hinein, weil die Algen sich sonst »erdrücken«, und sorge auch dafür, daß keine zu starke Temperatursteigerung erfolgt.

Da das Wasser der Meere und Seen stets niedriger temperiert ist als die Luft, kann eine Wärmeerhöhung in den relativ kleinen Transportgefäßen kaum vermieden werden. Im Hochsommer wird eine solche gelegentlich gefährlich, und bisweilen bleibt nichts anderes übrig als das Einsetzen der Glashäfen usw. in Eiswasser.

Besser aber ist es, man beschafft sich das Material in den kühlen Morgenstunden oder aber in den kühleren Jahreszeiten, dann sind solche Vorsichtsmaßregeln unnötig.

Im übrigen ist von unserem Thema wenig zu sagen. Geschick und Überlegung spielen auch hier die Hauptrolle. Bei richtiger Anwendung beider lassen sich Algen auch auf weite Strecken versenden.

4. Die Kultur der Algen.

Handelt es sich darum, Algen für einige Zeit lebend zu erhalten und event. auch zum Wachsen zu bringen, so genügt es, dieselben mit geeignetem Wasser (am besten demjenigen ihres Standortes) in ein beliebiges Glasgefäß zu setzen und dies dann dem diffusen Tageslicht, etwa einem Nordfenster, zu exponieren. Wasserwechsel ist, falls Verdunstung verhindert wird, nicht unbedingt erforderlich und Ruhe mit Noll entschieden anzuraten. *Rohkulturen.*

So wächst manches, aber keineswegs alles. Häufig erhält man aus einem Gemenge zahlreicher Formen auf diesem Wege einige wenige, welche normal auch auf längere Zeiten gedeihen.

Für spezielle Fälle muß man die Dinge etwas modifizieren, und es wird Sache des Geschickes sein, das Richtige »herauszufühlen«, wie in der Gärtnerei überhaupt. Vielfach ist, wie Strasburger, Klebs, Noll u. a. betont haben, ein Zusatz von Nährsalzen vorteilhaft, in anderen Fällen hat man Erfolg mit Erde, Torf, Schlamm usw., welche man auf den Boden der Gefäße bringt, z. B. bei Spirogyren Famintzin, Desmidiaceen Klebs, Diatomeen Karsten. Letztere kriechen, soweit sie automobil sind, gern an den Wänden der Gefäße empor und können Karsten deshalb auf Glasplatten aufgefangen werden, welche man in die Kulturen stellt oder hängt. Fast unerläßlich ist auch Darbietung von Erde für Algen, welche im Boden der Gewässer fest wurzeln, wie z. B. die Characeen, Caulerpen (Janse); und selbstverständlich ist die Verwendung von Lehm, Sand usw. für Bodenalgen, wie Protosiphon u. a., die im übrigen relativ leicht gedeihen.

Für Brunnen- und Bachalgen wird bei längerer Kultur fließendes Wasser erforderlich, und Klebs erzielte gute Resultate z. B. mit Ulothrix, als er Steinchen mit dieser Alge unter den Tropfenfall eines Brunnens brachte. Im Aquarium läßt sich die Sache analog herrichten. Der Boden der Gefäße darf dann nur mit einer relativ dünnen Wasserschicht bedeckt sein.

Im Gegensatz dazu dürften Caulerpen nach Janse sehr ruhiges Wasser verlangen.

Meeresalgen bedürfen auch im Sommer der Kühle, und zudem ist es vorteilhaft ihnen das Licht nicht von der Seite, sondern von oben zukommen zu lassen. Darauf wiesen Reinke, Noll u. a. hin. Man kann deshalb die Kulturgefäße auf den Boden eines Nordzimmers stellen oder aber die dem Fenster zugekehrte Seite der Gläser oder Aquarien mit Papier usw. verhüllen. Auf diese Weise erreicht man vieles, und ich sah z. B. bei Kuckuck auf Helgoland recht hübsche Kulturen der Art mit gut aussehenden Algen.

Auf diesem oder ähnlichem Wege kann man auch im Binnenlande Meeresalgen kultivieren wie Noll zeigte, und das ist auch möglich in künstlichen Lösungen, die man entsprechend dem Meereswasser zusammensetzt. Am einfachsten kann man nach Noll eine Kochsalzlösung mit Nährsalzen verwenden, auch das sogen. Seesalz tut natürlich seine Dienste.

Unter Umständen kann es zweckmäßig sein, Rohkulturen im Meer selber an geeigneten Stellen anzulegen. Reinke bediente sich zu dem Zweck eines Kulturflosses mit Körbchen usw. Kuckuck versenkte einen großen Korb auf den Meeresboden. Wegen der Einzelheiten wolle man bei den erwähnten Autoren nachschauen.

Reinkulturen. Alle diese Gärtnereivorschriften sind in gewissen Fällen ausreichend. Sie liefern genügende Resultate, wenn es sich um morphologisch-entwickelungsgeschichtliche Studien an größeren Formen handelt, die mit dem besten Willen nicht zu verwechseln sind. Es ist häufig gleichgültig, ob neben einer Floridee, die ich studieren will, noch Diatomeen, Chlorophyceen usw. in den Kulturen vorhanden sind.

Die Sache wird aber natürlich ganz anders, wenn es sich um physiologische Fragen, vor allem um ein Studium des Stoffaustausches handelt, und außerdem, wenn bei entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen Formen vorliegen, welche wenigstens in gewissen Stadien nicht oder nur schwierig von anderen unterscheidbar sind.

Welches Unheil haben auf diesem Gebiet unreine Massenkulturen gestiftet! Die ganze Kette von Irrungen, welche die Geschichte der Protococcoideen und diejenige des Polymorphismus kennzeichnet, knüpft an eine ungenügende Untersuchungsmethode an. Dieselben Denkfehler, welche die Pilzforschung gewisser Perioden beherrschten und verdarben, kehren in der Algologie wieder, ja sie haben in dieser verhältnismäßig lange eine gewisse Rolle gespielt, weil man sich noch immer einbildete, man könne auch kleine Algen stets an dem Bau ihrer Zellen unterscheiden.

Die Forderung nach reinen und rationell eingerichteten Kulturen ist aber auch auf unserem Gebiet endlich durchgedrungen. Leeuwenhoek hatte schon mit Vorbedacht zur Kultur des Haematococcus gekochtes Wasser verwandt, auch andere Autoren hatten in verschiedener Weise herumprobiert, aber wirkliche Reinkulturen von Algen lieferte meines Wissens erst Beijerinck. Es handelte sich um die Züchtung von Scenedesmus, Chlorella u. a. Ähnliche Protococcales kultivierten später Kossowitsch, Klebs, Chodat, Grintzesco, Ward u. a. Bald nach Beijerinck gelang

es Miquel, Diatomeen in Reinkultur zu erziehen, und kürzlich nahmen Richter und Beijerinck, wohl nach besseren Vorschriften, diese Arbeit wieder auf.

Die Forscher verwandten zunächst Gelatine, später Agar-Agar und auch Kieselgallerte mit Nährlösungen getränkt — das alles im wesentlichen nach den in der Bakteriologie üblichen Verfahren. Spezialvorschriften für die Algenkultur sind vorläufig kaum vorhanden und vielleicht nur in geringem Maße notwendig. Bemerkt darf vielleicht werden, daß Richter Verflüssigung des Agar durch Diatomeen beobachtete.

Natürlich geht der Weg zur Reinkultur von Algen nicht unbedingt über die Gelatineplatte. Für gewisse Fälle (Erdalgen usw.) wird man mit Klebs u. a. sterilen Boden, Torf usw., event. auch mit Chodat und Malinesco porösen Ton verwenden, für andere aber einfache Nährlösungen in Benutzung nehmen. In letzteren wachsen Protococcoideen, Hormidium, Microthamnion usw. ziemlich leicht, und mit diesen Algen haben Artari, Benecke, Klebs, Molisch u. a. erfolgreiche Untersuchungen ausgeführt.

Die in Reinkultur gewonnenen Algen sind kleine Formen, bei welchen es auf eine Isolierung ganz besonders ankam; leider ist aber die Zahl der Spezies, welche in der besprochenen Weise behandelt wurden, noch recht gering. Es handelt sich meistens um wenig empfindliche Grünalgen oder Diatomeen, die leicht anwachsen. Von empfindlicheren Formen aber und auch von größeren Algen, insbesondere von denen des Meeres, sind rationelle Kulturen nicht mit übermäßig großem Erfolg ausgeführt worden. Zwar gelang es häufig, mancherlei Arten monatelang nicht bloß zu erhalten, sondern auch zum Fruchten zu bringen, und es war mir, Kuckuck und anderen auch möglich, kurzlebige Formen bei Aussaat von Zoosporen usw. wieder zur Bildung von Fortpflanzungsorganen zu veranlassen, aber ganz befriedigend war das alles nicht. Die letztgenannten Algen (besonders Ectocarpeen), waren nicht rein vorhanden, und die größeren gingen doch schließlich zugrunde. So liegt, wenn auch manches erreicht wurde, doch das eigentliche Ziel noch in einiger Ferne. Dies kann aber nur sein, die Algen so zu kultivieren, wie viele andere Pflanzen kultiviert werden. Man wird dahin kommen müssen, zahlreiche Algenarten ad libitum so zu züchten wie der Bakteriologe seine Bazillen und der Gärungsphysiologe seine Hefen, und man wird darauf ausgehen, größere Algen in Aquarien jahraus jahrein zu halten wie der Gärtner im Gewächshaus seine Farne, Palmen usw. Erst wenn das der Fall ist, werden viele Probleme gelöst werden können, welche sich auf das Leben der Algen beziehen.

Man wird glauben, das sei etwas viel verlangt, allein man wird ja nicht gleich alle Algen züchten wollen, eine Auswahl wird erst einmal genügen; Bakteriologen und Gärtner können auch nicht alle Pflanzen kultivieren. Der natürliche Gang der Ereignisse wird hier wie überall sein, daß man erst einmal die weniger empfindlichen Formen in Arbeit nimmt, diejenigen etwa, die bei Kultur eines Gemenges von Arten am leichtesten wachsen resp. am wenigsten geschädigt werden.

Das, was wir soeben ausführten, gilt in erster Linie für die Meeresalgen, und der Mangel genügender Kulturmethoden wird besonders von denen empfunden, welche sich nur kurze Wochen an der See aufhalten konnten. Bewußt und unbewußt hat hier mehr als ein Fachgenosse mit Patienten gearbeitet. Das kommt in zahlreichen Publikationen zum Ausdruck.

Die Situation verbessern können aber wohl nur die Botaniker, welche an der See dauernd leben, und auch sie werden nur dann dazu imstande sein, wenn auf den Meeresstationen bessere Vorkehrungen für diesen

Zweck werden getroffen sein. Die vorhandenen Aquarien sind fast alle für die Tierzucht bestimmt und befinden sich fast ausnahmslos in »dysphotischen« Regionen der Stationsgebäude. Man ist daher trotz aller Bereitwilligkeit der Verwaltungen meistens auf Glashäfen angewiesen, die schon von alters her Verwendung fanden.

Abhilfe kann nur geschaffen werden durch den Bau von Spezialaquarien für Pflanzen. Solche wären wohl am besten in Gestalt eines »Erdhauses« in den Boden zu versenken. Kühlung und Zuleitung von Wasser wären so am einfachsten, und ebenso könnte auf diesem Wege ausschließlich mit Oberlicht gearbeitet werden.

Sind nun auch die Resultate der Kulturversuche mit Algen wie gesagt nicht besonders erfreulich, so habe ich doch selber, wie zahlreiche andere Autoren, mancherlei Erfahrungen auf diesem Gebiet gesammelt. Darüber berichte ich das Wichtigste, obgleich vielfach die negative Seite der Sache überwiegt; was man nicht tun darf, um zu Algenkulturen zu gelangen, ist oft leichter zu sagen als das, was man tun müsse.

Ansiedelung im Aquarium. Eine Verpflanzung von Algen in das Aquarium kann mit Hilfe erwachsener Pflanzen erfolgen. Nur ist dafür zu sorgen, daß alle anhaftenden Unreinlichkeiten und fremden Pflanzen tunlichst beseitigt werden.

Stecklinge tun event. auch ihre Schuldigkeit. So kann man Polysiphonien, Ceramien usw. zerschneiden und auch relativ kleine Stücke zum Austreiben bringen, ebenso Caulerpen nach Janse.

Das beste ist aber zweifellos die Verwendung von Sporen verschiedenster Herkunft für die Aussaat. Die Tetra- und Karposporen der Florideen, die Oosporen von Fucus usw. läßt man einfach zu Boden sinken, während man Schwärmer aller Art auf Glasplatten Objektträgern auffängt, indem man sie am besten nach Kuckuck mit der schmalen Kante in die Unterseite schwimmender Korkstopfen einklemmt.

Alle Keime setzen sich rasch auf den Glasplatten, zumal wenn sie matt geschliffen sind, fest und können nun mit diesen beliebig in geeignete Gefäße überführt werden.

Da die Algen sich fast auf jedem Substrat ansiedeln, ist es kaum nötig, spezifische Unterlagen für dieselben zu schaffen, mit Ausnahme natürlich der parasitischen, event. auch der perforierenden Algen.

Im übrigen ist in der Kultur für die normalerweise festsitzenden Algen ein Substrat nicht erforderlich. Größere Stücke derselben wachsen auch ohne Haftorgane normal weiter.

Wasserwechsel. Die in den Kulturen verwendete Flüssigkeit braucht nicht unbedingt gewechselt zu werden, wie wir schon oben erwähnten; allein in solchen Fällen werden die Algen nach meinen Erfahrungen leicht empfindlich gegen jegliche Veränderungen, und deshalb ist es mir besonders bei Meeresalgen, mit denen man physiologische Versuche anstellen will, immer ratsamer erschienen, das Wasser von Zeit zu Zeit zu erneuern, schon deswegen, weil sich in der ungewechselten Kulturflüssigkeit Stoffwechselprodukte anhäufen, die nicht erwünscht sind. Nach Andeutungen bei Kohl scheinen oxalsaure Salze ausgeschieden zu werden, nach anderen Autoren könnte Anhäufung von Ammoniumverbindungen in Frage kommen usw., doch ist irgend etwas Präzises nicht bekannt.

Der Wasserwechsel kann durch einfaches Ab- resp. Auffüllen erfolgen, nur muß man dafür sorgen, daß Temperatur und (bei Meeresalgen) Salzgehalt in der alten und neuen Flüssigkeit nicht gar so verschieden sind. Kleine Differenzen machen gewöhnlich nichts aus. Besser ist es freilich, einen ständigen, langsamen Wasserstrom durch die Kulturen zu leiten, und

das ist ja überall da, wo das Kulturmedium in unbeschränktem Maße zur Verfügung steht, nicht so schwer.

Auch fern von der See wird man Wasser herbeiführen können, wenn die Verkehrsmittel geeignete sind. Man braucht zum Wechseln nicht so viel Flüssigkeit, wenn man vorsichtig zu Werke geht.

Man leitet das Wasser unten ein und läßt es oben abfließen. Hat man keine speziell konstruierten Gefäße disponibel, so benutzt man beliebige Glashäfen und verwendet die bekannten Doppelheber als Niveauhalter.

Oligodynamik

Für Seewasser-Aquarien und -Kulturen sind natürlich Leitungsröhren, überhaupt Apparate erforderlich, die nicht oder tunlichst wenig angegriffen werden. Wo die Größe der Anlage Verwendung von Glas ausschließt, nimmt man meistens Bleirohre mit Hähnen von Hartgummi. Ganz einwandfrei sind diese nicht, aber gangbar. Es wird eben momentan kaum etwas besseres geben. Alle anderen Metallrohre sind, soweit sie überhaupt im großen verwendet werden können, minderwertig.

Bei allen Metallleitungen und Metallapparaten besteht die Gefahr der oligodynamischen Vergiftung, die Nägeli entdeckte. Geringe Spuren von Kupfer-, event. auch von anderen Metall-Salzen, vermögen Algenkulturen zu schädigen s. oben. Sie gehen nicht bloß in Seewasser über, welches mit solchem Metall in Berührung war: Kupfer kann auch in minimaler Menge von den Messinghähnen der Süßwasserleitungen aus in die Brauchwässer gelangen und ferner im destillierten Wasser auftreten, falls dies, wie häufig, aus Kupfergefäßen gewonnen wird.

Danach ist überall Vorsicht geboten und Prüfung durch einige Vorversuche fast unerläßlich. Ich habe selbst oft Kulturen durch jene Giftwirkungen verloren, ehe Nägeli's Befunde publiziert waren.

Um aber ängstliche Gemüter zu beruhigen, will ich darauf hinweisen, daß man doch nicht überall das Gespenst der Oligodynamik zu fürchten braucht. Die Wirkungen der letzteren treten z. B. leicht ein, wenn das Süßwasser in den Leitungsröhren nach Berührung mit den Hähnen stagnierte, sie bleiben aber aus, wenn man für ständiges, nicht zu langsames Fließen in denselben Sorge trägt.

In mancher Meeresstation wird nicht ständig frisches Seewasser in die Aquarien eingeführt, sondern das vorhandene zirkuliert wiederholt durch die Behälter und wird erst nach einiger Zeit ersetzt. Das kann für empfindliche Algen wohl einmal verhängnisvoll werden, doch habe ich z. B. in Neapel bislang keine Schädigung von Algen durch dieses Zirkulationswasser bemerkt. Robustere Formen vertragen es jedenfalls.

Durchlüftung.

An Stelle der Wassererneuerung kann in gewissen Fällen eine Durchleitung von Luft durch die Kulturflüssigkeit treten; die je nach der sonstigen Versuchsanordnung in Szene zu setzen ist. Für viele Fälle besonders geeignet sind die zumal von Zoologen mehrfach beschriebenen und häufig verwendeten Durchlüftungsapparate.

Noll verspricht sich viel davon, ich wenig. Die Sache bedarf wohl, wie Noll betont, von Fall zu Fall besonderer Beurteilung. Sie ist sicher nützlich, wenn man relativ große Algenmengen in kleinem Raum beisammen hat, da beseitigt der Luftstrom unvermeidliche Fäulnisgase. Aber besser ist es schon, man wählt große Behälter mit viel Wasser und verzichtet auf Durchlüftung.

Sterilisierung.

Es ist bekannt genug, daß das Wasser aus Süß- und Seewasserleitungen nicht bloß Keime von Bakterien, Cyanophyceen usw., sondern auch Algenkeime mit sich führt. Speziell in dem Wasser der Meeresaquarien kann

man leicht Ectocarpeen- und Chlorophyceen-Keime dadurch nachweisen, daß man dasselbe in einem Glasgefäß eine Zeit lang am Licht sich selber überläßt.

Daraus ergibt sich, daß für wirkliche Reinkulturen eine Sterilisierung erforderlich ist. Dieselbe kann durch Abkochen erfolgen, doch hat das Verfahren seine Bedenken, weil man auf diesem Wege nicht bloß die Gase wenigstens zum Teil entfernt, welche für die Algen notwendig sind, sondern auch störende Niederschläge erhält, die besonders im Seewasser (aus Magnesiumverbindungen bestehend) recht reichlich auftreten.

Demnach wird man besser filtrieren. Die alte Methode, Filtrierpapier in mehreren Lagen zu benutzen, mag in einzelnen Fällen ausreichen, in welchen es nur auf rohe Abhaltung größerer Keimzellen ankommt. Zuverlässig aber ist sie auf keinen Fall, und eigentlich darf man sie kaum als eine wissenschaftliche bezeichnen. Durchaus verwendbar dagegen sind die verschiedenen Ton- und Kieselguhrfilter, welche in der bakteriologischen Praxis und auch in der Technik heute eine Rolle spielen. Diese Apparate wirken ja langsam, aber sie liefern doch meistens genügend Wasser, und auch für größere Anlagen dürfte es kaum Schwierigkeiten haben, gut funktionierende Filter der skizzierten Art zu erlangen.

Temperatur. Aus allem, was wir über die Lebensweise der Algen berichteten, geht hervor, daß dieselben niedere Temperaturen gut vertragen oder wohl gar verlangen, während höhere bei längerer Einwirkung zum mindesten unangenehm empfunden werden. Mag auch die hohe Temperatur die Algen nicht immer direkt in der Entwickelung hemmen, so fördert sie doch stets das Wachstum der »Feinde« in den Kulturen. Bakterien, Oscillarien, event. auch Diatomeen usw. gewinnen unter solchen Bedingungen die Oberhand und können durch Bildung von Decken, Überzügen usw. sehr lästig werden, besonders wenn solche nicht mehr direkt und mechanisch zu entfernen sind.

Reinke, Noll, ich und andere haben denn auch betont, daß die Übersommerung der Algenkulturen nicht immer leicht ist. Unter Umständen genügt ein kühles Nordzimmer, aber man wird doch wohl gelegentlich zu einer Eiskühlung seine Zuflucht nehmen müssen, und da kann man mit Reinke einen Eisschrank benutzen, dessen vordere und obere Wand aus Glas besteht. Event. wird ein von mir konstruierter Apparat Dienste tun: Die mittelgroßen Kulturgefäße kommen in größere Aquarien, in welchen sie von Süß- oder auch von Seewasser umgeben sind. Dies Außenmedium wird durch den Zufluß von Eiswasser auf einer relativ niederen Temperatur gehalten. Will man konstante Temperaturen erzielen, so schaltet man einen sogen. Zuflußregulator ein, d. h. einen Apparat, der im Prinzip den Thermoregulatoren entspricht. Ich glaube hier von einer Einzelbeschreibung absehen zu sollen. Die Vorrichtungen mit Eis arbeiten nicht billig, und deshalb scheinen mir die oben erwähnten Erdhäuser bei rationeller Anlage zweckmäßiger zu sein. Der Erdboden wird vermutlich Kühlung in den Räumen schaffen und gleichzeitig eine Erwärmung der Leitungen verhindern, wenn man sie in diesen verlegt.

Licht. Berthold hat zuerst ganz klar ausgesprochen, daß jede Alge zu ihrem Gedeihen einer ganz bestimmten Lichtintensität bedarf, und ich konnte seine Angaben vollauf bestätigen. Jede Alge läßt sich nicht an jedem beliebigen Fenster oder an einer beliebigen Stelle im Zimmer kultivieren. Freilich, eine Zeitlang gedeihen fast alle gesunden Algen, wenn man sie in ein diffuses Licht von mittlerer Stärke bringt, und zwar um so leichter, je weniger sie gegen Helligkeitsschwankungen empfindlich sind. Allein

auf die Dauer ist eine rationelle Algenkultur in vielen Fällen auf solche Weise nicht möglich, man ist vielmehr genötigt, für die Algen die Lichtintensität durch Probieren ausfindig zu machen, welche ihnen dauernd behagt. Das kann man durch Aufstellung an verschiedenen Fenstern, durch Annäherung an dieselben oder Entfernung von ihnen erreichen, event. auch durch Papiervorhänge oder (Berthold) durch Bestreuen der Gefäße mit Zementstaub; doch ist das meistens etwas umständlich und wenig exakt. Ich habe deshalb versucht einen anderen Weg einzuschlagen und habe sogen. Tuscheprismen hergestellt. Zwei gleich große, rechteckige Glasscheiben wurden derart gegen einander gelegt, daß sie sich auf einer Kante berührten, auf der anderen aber um ca. 5 mm von einander abstanden. Sie bildeten so, je nach der Plattengröße, einen Winkel von etwa 1—3° mit einander und wurden in dieser Lage durch Holzstäbchen und Blechrinnen festgehalten und verkittet. Den Hohlraum zwischen den Platten füllte ich mit warmer Glyzeringelatine, der etwas Tusche beigemengt war, und erhielt so, nach dem Erkalten der Masse, ein dünnes Prisma, das auf der einen Seite fast alles Licht durchließ, auf dem dickeren Ende aber ziemlich viel absorbierte. Vom dünnen zum dicken Ende fand eine ganz allmähliche Abstufung der Intensitätsgrade statt.

Mit solchen Prismen, die wegen ihres geringen Winkels wie Platten zu handhaben sind, habe ich erfolgreich operiert. Sie lassen sich in Größen bis zu $\frac{1}{2}$ m Länge und Breite herstellen und können als Deckel auf die Kulturgefäße gelegt werden, wenn man mit Oberlicht operiert, oder als Türen vor Schränken angebracht werden, wenn man auf seitlich einfallendes Licht angewiesen ist.

Tatsächlich ergab sich, daß z. B. Ectocarpus (Pilayella) litoralis nur an bestimmten Stellen hinter jenen Prismen normal gedieh, während er an anderen abnorme Erscheinungen zeigte. Ähnlich war es mit Polysiphonien usw. Die Prismen geben ganz allgemein die Möglichkeit, die Wirkung des Lichtes von verschiedener Intensität auf Pflanzen zu konstatieren, und ich konnte dieselben ja auch beim Studium phototaktischer und phototropischer Bewegungen mit Erfolg verwenden.

Die Herstellung der Tuscheprismen ist noch etwas umständlich, die Gelatine zeigt, wenn sie älter wird, leicht Schrumpfungen und Risse. Man wird deshalb gern auf einen einfacheren Ersatz besonders dort denken, wo es nicht auf eine ganz allmähliche Abstufung des Lichtes ankommt.

Wenn ich die Sache bislang auch nicht experimentell geprüft habe, glaube ich doch, daß ein Apparat Dienste leisten könnte, welcher dem Vogel'schen Skalenphotometer nachgebildet ist. Eder berichtet über dieses wie über manches ähnliche. Man nimmt rechteckige Stücke äußerst dünnen Seidenpapiers, welche gleiche Höhe, aber verschiedene Breite haben, und legt diese staffelartig so über einander, daß eins immer über das andere hervorschaut. Damit erhält man Streifen, welche das Licht verschieden stark absorbieren und hat es in der Hand, diese Streifen je nach Bedarf breit oder schmal zu machen; auch kann man natürlich statt des Papieres Gelatineplatten von verschiedener Durchlässigkeit und Färbung verwenden.

Legt man die Skalen auf geeignete photographische Platten, so wird man auf diesen Streifen von verschiedener Durchlässigkeit hervorrufen und sie nach der Entwickelung verwenden können.

Ähnliches mag auch mit Hilfe anderer Vorkehrungen gelingen, und vielleicht ist der Versuch nicht aussichtslos, überhaupt die Prismen durch Platten zu ersetzen, auf welchen man photographisch eine ganz allmähliche Abtönung hervorgerufen hat.

Nach allen bisherigen Erfahrungen kommt es bei der Algenkultur nur auf Regulierung des weißen Tageslichtes an, es ist nicht erforderlich, sie in das farbige Licht zu bringen, das sie ja in größeren Wassertiefen unzweifelhaft genießen.

Will man aber mit farbigen Substanzen operieren, so kann man natürlich die Gelatine der Prismen statt mit Tusche mit Farbstoffen mannigfaltigster Art versetzen. Verwendbar sind event. auch für rohere Versuche die bekannten farbigen Gelatine-Platten resp. -Blätter, die man einfach um die Kulturgefäße wickelt, und endlich farbige Gläser oder farbige Lösungen in doppelwandigen Gefäßen. Darüber braucht hier kaum weiter verhandelt zu werden. Ich verweise nur auf Angaben von Nagel über event. brauchbare »Lichtfilter« und bemerke, daß zur Imitation der Wasserfarbe Kupferoxydammoniak und Kupfervitriol, event. mit Zusatz von Kaliumbichromat, am häufigsten verwandt sind.

5. Mikroskopische Beobachtung.

Die kleineren Algen, welche sich auf Gelatine, Agar usw. (vgl. oben S. 387) kultivieren lassen, wachsen event. auch in der »feuchten Kammer« im Hängetropfen unter dem Mikroskop. In dieser läßt sich auch die Kopulation von Gameten, wie man lange weiß, unschwer verfolgen, falls solche überhaupt reaktionsfähig sind; und endlich wachsen abgeschnittene Stücke größerer Algen in dem erwähnten Apparat eine Zeitlang weiter, wenn sie auch nicht zur vollen Entwickelung kommen. Die zur Verwendung gelangenden »feuchten Kammern« sind die üblichen, nur gelegentlich empfiehlt es sich, ein etwas größeres Format zu wählen.

Ebensowenig wie bei der Plattenkultur handelt es sich hier um etwas für die Algen besonderes, was von dem für andere Pflanzengruppen üblichen abwiche, nur muß man mehr auf geeignete Beleuchtung achten als z. B. bei Pilzen. Ich gebe deshalb hier keine weiteren Vorschriften, betone nur ausdrücklich, daß die direkte Beobachtung unter dem Mikroskop überall dort, wo sie nur irgend möglich ist, sollte in Anwendung gebracht werden. Wäre das überall geschehen, wir wären vor mancherlei Irrtümern bewahrt geblieben, z. B. hätte manche Verwechselung bei den Protococcoideen, bei den palmelloiden Stadien usw. nicht Platz gegriffen. Die einfache Kombinierung herausgesuchter Stadien genügt hier so wenig wie an anderen Orten.

Neben der Lebend-Beobachtung sind natürlich die Hilfsmittel der modernen Mikrotom- und Färbetechnik nicht von der Hand zu weisen; mit ihrer Hilfe sind, wie aus früheren Kapiteln unseres Buches hervorgeht, sehr hübsche Resultate erzielt worden. Nur vermeide man die Einseitigkeit.

Spezifische Methoden für die mikrotechnische Behandlung von Algen gibt es kaum. Fixierungs-, Einbettungs- und Färbemittel sind im wesentlichen die gleichen wie bei höheren Pflanzen, und deshalb verweise ich auf die gangbaren Bücher über mikroskopische Technik. Im Einzelfall muß man doch wieder die geeignete Methode herausfinden, und im übrigen geben die Spezialbearbeitungen meistens genügende Anhaltspunkte. Bemerken will ich nur, daß ich selber als Fixierungsmittel die vom Rath'sche Mischung (Pikrin-Osmium-Platinchlorid-Essigsäure) gern verwende.

Bei einer Verdünnung von 1 : 10 (event. 1 : 20) fixiert sie in etwa einer Minute neben den Kernen die Chromatophoren ganz besonders gut. Man wäscht mit 70%igem Alkohol rasch aus und kann dann z. B. mit Hämalaun nach Paul Mayer färben. Ein Universalmittel ist damit aber auch nicht gegeben.

Lemaire gibt Uranacetat-Lösung als gutes Fixierungsmittel an, und Alfr. Fischer schreibt mir, daß er mit Flußsäure eine schöne Darstellung der Chromatophoren erzielt habe. Das Rezept ist folgendes: Die Flußsäure-Lösung (30—40% FlH) wird in einen Platintiegel gebracht, die Algen werden nach Abtupfen mit Fließpapier in die Flüssigkeit geworfen und mit dieser erwärmt, bis ein mehrmaliges Aufstoßen der Masse erfolgt. Nun bringt man die Pflanzen rasch in viel Wasser und wäscht sie 10 bis 20 Stunden aus. Jetzt kann Färbung mit Lichtgrün (2—4 Stunden) und Überführung in Canadabalsam erfolgen. Bei dieser Prozedur wird alles Cytoplasma gelöst, die Zellwand bleibt farblos.

6. Physiologische Versuche.

Spezifische physiologische Methoden sind für die Algen bislang kaum ausgebildet, sie sind auch kaum nötig. Das einzig besondere ist, glaube ich, in dem »Wasserklinostaten« vorhanden, den Hansen und Klemm erwähnen und beschreiben. Im übrigen ist schon manche Einzelheit in den physiologischen Kapiteln unseres Buches erwähnt worden.

Literatur.

Im vorstehenden Kapitel konnten nicht alle Quellen mit Namen aufgeführt werden, deshalb folgt hier eine Übersicht der wichtigsten Literatur nach Abschnitten geordnet.

Stationen.

Brunchorst, Die biolog. Meeresstation in Bergen. Bergens Museums Aarsberetning 1890. Nr. 5.

—— Die biolog. Meeresstat. in Bergen. Zool. Anzeiger 1893.

—— Die Laboratorien- und die Maschineneinrichtung der biolog. Station in Bergen. Bergens Museums Aarbog 1892. Nr. 5.

Forschungsberichte aus der biolog. Station zu Plön.

Heincke, F., Die biolog. Anstalt auf Helgoland. Bot. Zentralbl. 1893. **54.** p. 139.

Kuckuck, P., Biolog. Anstalt auf Helgoland. Verh. d. k. k. zool.-bot. Ges. in Wien. 1897.

Lauterborn, R., Das Projekt einer schwimmenden biologischen Station zur Erforschung des Tier- und Pflanzenlebens unserer Ströme. Verh. des 5. internat. Zoologen-Kongresses. Berlin 1901.

Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel von 1872 an.

Reinke, J., Das botan. Institut und die botan. Meeresstation in Kiel. Botan. Zentralbl. 1890. **41.**

Jahresberichte der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. Seit 1871.

Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der biolog. Anstalt auf Helgoland. Neue Folge. (Fortsetzung des Vorstehenden.

Expeditionen.

Report on the sc. results of the voyage of H. M. S. Challenger. 1880 u. folg.

Den norske Nordhavs-Expedition. 1876—1878. Christiania 1880 u. folg.

Vega-Expeditionens Vetenskapliga Jakttagelser usw. Stockholm 1882.
Wiss. Ergebnisse der Vega-Expedition, herausg. von Nordenskiöld. Leipzig 1883.
The norwegian North-Polar-Expedition. 1893—96. Scientific results ed. by Fr. Nansen.
Internationale Pläne zur Erforschung der nord. Meere. Fischerei-Zeitung. **5.**
Conférence internat. pour l'exploration de la mer. 1. Stockholm 1899. 2. Kristiania 1901.
Bull. des resultats acquis pendant les courses periodiques. Conseil permanent international pour l'exploration de la mer. Kopenhagen von 1902 an.
Hjort, J., Die erste Nordmeerfahrt des norweg. Fischereidampfers »Michael Sars« im Jahre 1900 unter Leitung von Joh. Hjort. Petermann's geogr. Mitt. 1901.
Report on the Norwegian Fishery- and Marine-Investigations. 1900 u. folg.
Ergebnisse der Untersuchungsfahrt S. M. Kubt. »Drache«. Berlin 1886.
Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. 1889. Kiel und Leipzig 1892 u. folg.
Die Forschungsreise S. M. S. Gazelle 1874—76. Berlin 1889.
Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl. Jena 1903.
Wiss. Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition, herausg. von Chun.

Fangmethoden.

Amberg, O., Beiträge zur Biologie des Katzensees. Diss. Zürich 1900. Lit.
—— Die von Schröter-Amberg modifizierte Sedgwich-Rafter'sche Methode der Planktonzählung. Biolog. Zentralbl. 1900. **20.** p. 283.
Apstein, Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. Kiel und Leipzig 1896.
Bachmann, H., Die Planktonfänge mittelst der Pumpe. Biolog. Zentralbl. 1900. **20.** p. 11.
—— Die Schwebeflora der Schweizer-Seen. Das. 1901. **21.**
Brandt, K., Häckel's Ansichten über die Plankton-Expedition. Kiel 1891.
Burkhardt, Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstätter Sees. Mitt. d. naturf. Ges. in Luzern. 1900.
Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. 2. Aufl. Jena 1903.
Dolley, Ch. S., The Planktokrit, a centrifugal apparatus for the volumetric estimation usw. Proc. Acad. of Nat. Science of Philadelphia. 1896. Ref. Zool. Anzeiger. **19.** p. 296.
Fol, H., Un nouveau modèle de drague pour récolter les animaux du fond de la mer. Archives de Zoologie expérimentale et générale 1883. 2 sér. **1.** Anh. p. 1.
Frentzel, J., Zur Planktonmethodik. Biolog. Zentralbl. 1897. **17.** p. 190.
Häckel, E., Planktonstudien. Jena. 1890.
Heincke, F., Die Untersuchungen von Hensen über die Produktion des Meeres an belebter Substanz. Mitteil. der Sektion für Küsten- und Hochseefischerei. 1889. p. 35.
Hensen, V., Methodik der Plankton-Untersuchungen. Ergebnisse der Plankton-Expedition. 1895. **1.**
—— Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. Ber. d. Komm. z. Erf. deutscher Meere. 1887. **5.** p. 1.
—— Über die quantitative Bestimmung der kleineren Planktonorganismen usw. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1900. **5.** p. 69.
—— Die Plankton-Expedition und Häckel's Darwinismus. Kiel und Leipzig. 1891.
Kjellman, Fr., Végétation hivernale des algues de Mosselbay etc. Bull. de la soc. bot. de France. 1875. **22.** p. 93.
Kofoid, C. A., On some important sources of error in the plankton method. Science N. S. 1897. **6.** p. 827.
—— Plankton studies. Methods and apparatus in use in Plankton investigations etc. Bull. of the Ill. state laboratory of nat. hist. 1896. 1897. 1898.
Kraemer, A., Die Messung des Planktons mittelst der Zentrifuge usw. Verh. d. Ges. d. Naturf. u. Ärzte. 1897. 68^2. p. 176.
Lohmann, H., Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. 1902. N. F. **7.**
—— Über das Fischen mit Netzen aus Müllergaze Nr. 20. Das. 1901. **5.** p. 47.
Lozéron, H., La répartition verticale du plancton dans le lac de Zurich de décembre 1900 à décembre 1901. Diss. Zürich 1902. Literatur.
Neumayr, Anleitung zu wiss. Beobachtungen auf Reisen. 2. Aufl. 1888.
Oltmanns, F., Kultur- und Lebensbedingungen der Algen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**

Reinke, J., Das botan. Institut und die botan. Meeresstation in Kiel. Botan. Zentralbl. 1890. **41.**
Schütt, F., Analytische Planktonstudien. Kiel u. Leipzig. 1892.
Volk, R., Die bei der Hamburgischen Elbe-Untersuchung angewandten Methoden zur quantitativen Ermittelung des Planktons. Mitt. des naturhist. Museums in Hamburg. 1901. **18.** p. 135. 2. Beiheft zum Jahrb. d. Hamb. wiss. Anstalten.
Walter, E., Eine praktisch verwertbare Methode zur quantitativen Bestimmung des Teichplanktons. D. Fischereizeitg. 1896. Nr. 12 13. Plöner Forschungsber. 1895. **3.** p. 180.

Kultur.

Beijerinck, M. W., Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. 1890. **48.**
—— Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit.-Kunde. 1893. **13.** p. 368.
—— Notiz über Pleurococcus vulgaris. Das. II. Abt. 1898. **4.** p. 785.
—— Das Assimilationsprodukt der Kohlensäure in den Chromatophoren der Diatomeen. Rec. des travaux bot. Néerland. 1904. **1.**
Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13.** p. 569.
Chodat, R., et Goldflus, M., Note sur la culture des Cyanophycées. Bull. Herb. Boiss. 1897.
—— et Grintzesco, I., Sur les méthodes de culture pure des algues vertes. Lons-le-Saunier 1900. p. 8.
—— et Malinesco, O., Sur le polymorphisme du Scenedesmus acutus Meyen. Bull. de l'Herb. Boiss. 1893. **1.**
Duflocq, M. P., et Lejonne, P., La culture des organismes inférieurs dans l'eau de mer diversement modifiée. Compt. rend. **127.** p. 19.
Eder, J. M., Handbuch der Photographie. Halle 1884. **1.** p. 404.
Famintzin, A., Die Wirkung des Lichts auf Spirogyra. Mélanges biologiques de St. Pétersbourg. 1867. **6.** p. 277.
Janse, J. M., Bewegungen des Plasmas von Caulerpa prolifera. Pringsh. Jahrb. 1890. **21.** p. 173.
Klebs, G., Fortpflanzung der Algen und Pilze. Jena 1896.
Kohl, F. G., Die assimilatorische Energie des blauen Lichtes. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. **15.** p. 361.
Kossowitsch, P., Untersuchungen über die Frage, ob die Algen freien Stickstoff fixieren. Bot. Ztg. 1894. **52.** p. 97.
Kuckuck, P., Über Algenkulturen im freien Meere. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. 1900. N. F. **4.** p. 83.
Miquel, P., De la culture artificielle des Diatomées. Le Diatomiste 1892. **1.** Vgl. auch Comptes rendus 1892. **114.** p. 780.
Nägeli, C., Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen. Denkschr. d. schweizer. naturf. Ges. 1893. **33.**
Nagel, W. A., Über flüssige Strahlenfilter. Biolog. Zentralbl. 1898. **18.** p. 649.
Noll, F., Über die Kultur von Meeresalgen in Aquarien. Flora 1892. **75.** p. 281.
Oltmanns, F., Über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**
—— Notizen über die Kultur- und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora 1895. **79.** p. 1.
Reinke, J., Das botanische Institut und die botanische Meeresstation in Kiel. Botan. Zentralbl. 1890. **41.**
Richter, O., Reinkulturen von Diatomeen. Ber. d. d. bot. Ges. 1903. **21.** p. 493.
Strasburger, E., Das botanische Praktikum. 4. Aufl.
Ward, H. M., Some Methods for use in the Culture of Algae. Ann. of Bot. 1899. **13.** p. 563.
Wills, Some unsolved problems in the management of the marine aquarium. Nature. 1876. **13.** p. 189.

Technik der Bearbeitung.

Cooke, M. C., British fresh water Algae. London 1883.
Flahault, Récolte et préparation des algues en voyage. S.-A.
Hansen, A., Bericht über die neuen botanischen Arbeitsräume in der zoologischen Station zu Neapel. Bot. Ztg. 1892. **50.** p. 279.
—— Berichtigung. Flora 1894. **78.** p. 211.

Heurck, van, Traité des Diatomées. Anvers 1899.
Klein, L., Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate von Süßwasseralge I. Hedwigia 1888. p. 121. II. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. 1888. **5.** p. 456.
—— Ein neues Exkursions-Mikroskop. Das. 1888. **5.** p. 196.
Klemm, P., Über Caulerpa prolifera. Flora 1893. **77.** p. 489.
Lagerheim, G. von, Über das Sammeln von Süßwasseralgen in den Tropen. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie usw. 1892. **9.** p. 51.
Lemaire, A., Sur un nouveau procédé de préparations microscopiques d'Algues. Journ. de bot. 1893. **7.** p. 434.
Rath, O. vom, Zur Konservierungstechnik. Anatom. Anzeiger. 1895. **9.** p. 280.
Royers, H., Anleitung zum Sammeln und Konservieren der Algen. Jahresber. naturwiss. Ver. Elberfeld 1903. Heft 10.
Sydow, Anleitung zum Sammeln der Kryptogamen. Stuttgart 1886.

Personenregister.

Die fetten römischen Ziffern bedeuten den Band.

Ackermann, K. II. 174. 213.
Aderhold, R. II. 223. 226. 227. 228. 230.
Agardh, C. A. I. 423. 436. 439. 460. 617. 669. 670. 729. II. 88. 92. 265. 267.
Agardh, J. A. I. 291. 295. 302. 423. 460.
Agardh, J. G. I. 208. 259. 260. 269. 270. 271. 273. 287. 309. 374. 391. 394. 423. 460. 480. 488. 489. 509. 527. 538. 564. 586. 587. 588. 595. 624. 729. II. 173. 213.
Ahlner, K. I. 208.
Aitken, J. II. 192. 213.
Albrecht. II. 216.
Amberg, O. II. 206. 207. 213. 338. 350. 380. 381. 382. 384. 394.
Ambronn, H. I. 622. 631. 634. 729.
Anderson, G. I. 460.
Anderson, P. I. 460.
Apstein, C. II. 206. 213. 338. 350. 384. 394.
Arber, E. A. N. II. 135. 160.
Arcangeli, G. I. 300. 302. 534. 573. 730.
Archer, W. I. 54. 55. 86. 89. 584. 730. II. 75. 84. 186. 213.
Areschoug, J. E. I. 205. 208. 266. 268. 271. 357. 394. 433. 434. 442. 443. 460. 489. 527. II. 175. 213.
Artari, A. I. 145. 163. 170. 171. 172. 176. 183. 184. 185. 186. 187. 191. 192. 193. 196. 237. 238. 239. II. 94. 156. 157. 158. 159. 160. 265. 267. 360. 374. 387.
Askenasy, E. I. 192. 193. 195. 196. 291. 296. 300. 302. 509. 527. 555. 556. 624. 730. II. 120. 124. 371. 374.
Atkinson, G. F. I. 575. 576. 577. 638. 641. 647. 671. 679. 730. II. 205.
Aufsess, O. v. II. 192. 213.
Auld, H. P. I. 302.

Bachmann, H. I. 121. 128. 130. 131. II. 206. 207. 213. 338. 350. 382. 394.
Baeyer, A. v. II. 156.
Baranetzki, J. II. 356. 374.
Barber, C. A. I. 429. 430. 460. II. 89.
Barton, E. S. I. 296. 302. 374. 375. 376. 394. 462. 496. 509. 516. 517. 527. II. 312. 335.
Bary, A. de. I. 51. 52. 53. 54. 56. 62. 65. 66. 67. 68. 69. 70. 71. 72. 79. 80. 82. 83. 84. 85. 86. 87. 88. 89. 169. 182. 183. 212. 222. 273. 282. 283. 284. 285. 286. 287. 324. 327. 328. 333. 334. 344. 345. 346. II. 3. 17. 23. 35. 36. 88. 105. 106. 109. 124. 225. 265. 267. 269. 270. 274. 356. 361. 374.
Batalin. II. 177. 213.
Batters, E. A. I. 355. 384. 394. 468. 472. 546. II. 304. 306. 307. 335.
Bauer, W. II. 79. 84. 85.
Baumann, E. II. 138.
Baur, E. II. 136. 160. 168.
Beccari, O. II. 175. 213.
Behrens, J. I. 58. 89. II. 39. 43.
Beijerinck, M. W. I. 170. 171. 176. 183. 185. 186. 191. II. 143. 144. 147. 155. 156. 157. 158. 160. 265. 267. 335. 360. 362. 363. 364. 366. 374. 386. 387. 395.
Belajeff, W. II. 38. 39. 42. 43.
Belzung, E. II. 148. 160.
Benecke, W. I. 57. 58. 89. 116. 131. II. 130. 133. 134. 135. 136. 137. 160. 183. 213. 228. 230. 254. 259. 260. 262. 387.
Bennet, A. W. I. 72. 89. 319. 327. 346. II. 3. 4. 23.
Berggren, S. II. 187. 213.
Bergh, L. I. 40. 46.
Berthold, G. I. 8. 16. 20. 25. 54. 55. 62. 87. 89. 111. 131. 224. 225. 226. 231. 234. 235. 256. 260. 262. 271. 285. 287. 292. 299. 300. 301. 302. 303. 304. 305. 306. 307. 309. 312. 320. 326. 327. 391. 392. 393. 394. 466. 467. 470. 471. 472. 473. 529. 530. 531. 532. 533. 534. 538. 539. 541. 542. 554. 557. 564. 565. 571. 572. 584. 591. 605. 609. 642. 648. 649. 671. 688. 690. 692. 693. 694. 723. 730. II. 4. 12. 26. 27. 30. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 58. 65. 71. 80. 81. 82. 83. 84. 85. 87. 92. 113. 124. 126. 130. 142. 148. 150. 151. 154. 160. 165. 168. 170. 171. 185. 188. 192. 193. 194. 195. 196. 197. 198. 199. 200. 201. 211. 212. 213. 225. 226. 227. 230. 235. 236. 237. 238.

239. 246. 261. 262. 286. 354. 355. 378. 390. 391. 395.
Bessey, C. E. I. 72. 89.
Bigelow, R. P. I. 564. 565. 730.
Billroth. II. 265. 267.
Bineau, A. II. 135. 160.
Bitter, G. I. 260. 266. 271. 483. 485. 486. 488. II. 85. 242. 262. 301.
Blackman, F. F. I. 51. 89. 133. 134. II. 23.
Blackmann, V. H. II. 4. 23.
Blochmann, F. I. 138. 139. 140. 141. 144. 163. II. 59. 90. 92.
Boas. II. 191. 213.
Börgesen, F. II. 169. 283. 355.
Bohlin, K. I. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 25. 139. 163. 187. 188. 189. 191. II. 4. 13. 15. 16. 23. 79. 85. 117. 147. 160.
Bokorny, Th. II. 133. 135. 156. 157. 160. 162. 184. 185. 213.
Boldt, R. II. 187. 214.
Bolochzew. II. 172. 214.
Bonnier, G. II. 356. 357. 374.
Boodle, L. A. I. 268. 272. 293. 302. II. 74. 288. 373. 375.
Borckert, H. II. 219.
Bordet, J. I. 527.
Borge, O. I. 56. 73. 89. 90. 327. II. 173. 214. 231. 240. 262. 338. 346. 351.
Borgert, A. I. 32.
Bornemann. I. 575. 576. 638. 730.
Bornet, E. I. 207. 267. 271. 351. 352. 394. 395. 396. 405. 426. 428. 460. 468. 472. 473. 474. 475. 476. 478. 528. 529. 538. 534. 536. 538. 540. 546. 547. 548. 549. 550. 554. 557. 558. 560. 569. 570. 571. 578. 581. 582. 600. 601. 612. 613. 638. 642. 643. 644. 645. 649. 650. 652. 653. 665. 659. 660. 663. 666. 667. 669. 671. 672. 673. 674. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 691. 695. 696. 699. 701. 705. 706. 707. 719. 721. 722. 724. 725. 730. 733. II. 3. 12. 135. 212. 214. 315. 316. 330. 335. 356. 357. 359. 374. 376.
Borodin, J. II. 147. 160.
Borscow, E. I. 93. 131. II. 200. 214.
Bory. I. 423. 617.
Borzì, A. I. 14. 15. 16. 20. 24. 25. 27. 28. 29. 139. 163. 190. 191. 203. 204. 236. 239. 317. II. 259. 265. 267. 281.
Bouilhac, R. II. 136. 157. 160. 183. 214.
Bourget, P. II. 138. 160.
Boveri, Th. II. 67. 68. 90. 92. 258. 262.
Bower, F. O. I. 286. 515. 516. 517. 527. II. 73. 269. 271. 273. 274.
Brand, F. I. 204. 252. 254. 258. 271. 638. 642. 647. 685. 730. II. 96. 124. 192. 212. 214. 246. 247. 262.
Brandt, K. I. 31. 32. II. 136. 137. 160. 361. 362. 363. 364. 367. 368. 369. 374. 384. 394.
Brannon, M. A. I. 679. 715. 730.
Braun, A. I. 23. 60. 69. 86. 88. 90. 150. 163. 168. 174. 175. 176. 184. 191. 192. 193. 195. 196. 199. 240. 241. 289. 328. 333. 337. 338. 339. 340. 342. 346. II. 88. 92. 257. 262.
Brebner, G. I. 473. 477. 478. 573. 642. 730. II. 212.
Brun, J. II. 214.
Brunchorst, J. II. 393.
Bruns, E. II. 148. 149. 150. 160. 200. 207. 214. 241. 242. 262.
Brunnthaler, J. I. 11. 16. II. 172. 214.
Buchanan. II. 139. 161.
Bütschli, O. I. 3. 16. 20. 31. 32. 33. 34. 35. 41. 44. 46. 50. 112. 117. 134. 138. 148. 163. II. 6. 7. 10. 72. 127. 128. 130. 155. 161. 180. 214. 362. 368. 369. 374.
Büttner, R. II. 129. 130.
Buffham, T. H. I. 373. 395. II. 312.
Bunsen, R. II. 191. 192. 214.
Burkhardt. II. 382. 394.
Buscalioni, L. II. 324. 325. 335.
Butters, K. F. I. 730.

Campbell, D. H. I. 326. 327.
Cannon, W. B. II. 224. 230.
Carpenter, P. H. II. 367. 374.
Carruthers, J. B. I. 730.
Carter, H. J. I. 148. 152. 153. 164. II. 367. 373. 374.
Caruel, T. I. 346.
Celakowsky, L. J. I. 339. 343. 346. II. 71. 73. 273. 274.
Charpentier, P. G. II. 136. 143. 156. 159. 161.
Chatin, A. II. 138. 161.
Chester, G. D. I. 541. 642. 730.
Chick, H. II. 135. 161.
Chmielewsky, V. I. 68. 69. 88. 90. II. 55. 66. 96. 111. 124. 222. 230.
Chodat, R. I. 145. 155. 158. 164. 165. 167. 168. 169. 175. 182. 183. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 191. 195. 196. 203. 204. 205. 207. 208. 236. 237. 238. 239. 241. 246. 247. II. 3. 23. 136. 157. 161. 167. 187. 188. 192. 214. 265. 266. 267. 298. 303. 316. 317. 318. 335. 338. 341. 351. 386. 387. 395.
Chun, C. II. 381. 394.
Church, A. H. I. 273. 275. 276. 283. 286. 287. 403. 405. II. 89. 256. 257.
Cialdi. II. 190.
Cienkowski, L. I. 7. 8. 16. 20. 31. 32. 139. 145. 164. 201. 202. 204. 211. 212. 224. 225. 233. 234. 235. 239. II. 127. 128. 130. 367. 374.
Clavaud, M. I. 346.
Cleve, P. T. I. 181. 182. 183. II. 206. 214. 338. 351. 384.
Clouston. I. 460. II. 290.
Cohn, F. I. 57. 58. 90. 116. 138. 140. 141. 144. 149. 150. 153. 154. 158. 160. 161. 162. 163. 164. 174. 175. 176. 192. 196. 288. 290. 346. 347. 480. 481. 488. II. 3. 4. 5. 17. 23. 36. 44. 88. 92. 117. 126. 127. 128. 130. 161. 178. 186. 214. 222. 230.

Collins, F. S. I. 208.
Cooke, M. C. II. 205. 214. 395.
Cornu, M. II. 187. 214.
Correns, C. I. 13. 14. 16. 165. 166. 167. 168. 169. 261. 271. 315. 316. II. 16. 74. 75. 79. 83. 85. 120. 124.
Corti, B. II. 88. 92.
Cramer, C. I. 198. 204. 273. 275. 276. 278. 279. 280. 283. 287. 309. 316. 582. 583. 584. 585. 586. 588. 589. 590. 591. 592. 593. 605. 646. 647. 648. 658. 659. 660. 661. 667. 675. 730. II. 118. 124. 175. 211. 214.
Crato, E. II. 129. 130. 150. 151. 161.
Crosby, C. M. I. 261. 271.
Crouan. I. 487. II. 256.
Cunningham, D. D. I. 174. 176. 247. 250. 254.
Czapek, F. II. 117. 120. 124.

Dangeard, P. A. I. 31. 32. 33. 34. 47. 50. 135. 136. 138. 140. 141. 142. 143. 144. 147. 164.
Dantec, F. le. II. 367. 374.
Darbishire, O. V. I. 529. 530. 534. 543. 546. 548. 554. 641. 642. 648. 659. 730. II. 107. 124. 149. 178. 210. 211. 212. 218. 308. 327. 335.
Darwin, Ch. I. 436. 460. II. 170. 214. 291.
Davenport, C. B. II. 224. 230.
Davis, B. M. I. 30. 32. 136. 137. 164. 564. 566. 642. 652. 680. 681. 683. 703. 726. 728. 730. II. 33. 41. 46. 51. 75. 76. 85. 270. 273. 274. 281.
Debray, F. I. 564. 565. 566. 730.
Debski, B. I. 344. 347. II. 90. 91. 92.
Deckenbach, C. v. I. 249. 254. II. 119.
Delage, Y. II. 67. 68.
Derbès, M. I. 259. 266. 271. 291. 300. 301. 302. 355. 387. II. 326. 335.
Derick, C. M. I. 638. 642. 730.
Devaux, H. II. 141. 142. 161. 185. 214.
Dill, O. E. I. 135. 136. 138. 140. 141. 142. 145. 146. 164. II. 10. 112. 114. 115. 127. 130. 260. 262.
Dippel, L. I. 212. 313. 314. 316. II. 83. 85.
Dittmar, W. II. 139. 214.
Dixon, H. H. I. 298. 362.
Dodel, A. I. 198. 199. 200. 204. 205. 208. 521. 527. II. 24. 36. 58. 127. 128. 130.
Dolley, C. S. II. 383. 394.
Drews. II. 178. 179. 180. 181. 182. 214.
Duflocq, M. P. II. 395.
Dungern, E. v. II. 61. 68.

Eder, J. M. II. 391. 395.
Ehrenberg, C. G. I. 30. 35. 93. 131. II. 165.
Eichler, B. II. 319. 335.
Elfving, Fr. II. 105. 124. 229. 230.
Engelmann, Th. W. II. 117. 121. 124. 144. 145. 146. 161. 196. 197. 198. 214. 223. 229. 230. 362. 374.
Engler, A. I. 267. 300. 348. 378. II. 327.
Entz, G. II. 361. 362. 364. 374.
Ernst, A. I. 317. 319. 323. 324. 327. 344. 347. II. 105. 112. 115. 124. 130. 147. 154. 155. 161. 199. 214.
Eschenhagen, Fr. II. 180. 181. 214.
Eschle. II. 138. 161.
Ewart, A. J. II. 89. 92. 188. 214.

Fairchild, D. G. I. 269. 271. II. 90. 91. 92.
Falkenberg, P. I. 286. 321. 352. 359. 360. 361. 395. 397. 402. 403. 404. 405. 470. 479. 538. 591. 593. 599. 600. 602. 603. 604. 605. 606. 607. 608. 609. 610. 612 613. 614. 615. 616. 617. 618. 619. 620. 621. 622. 623. 624. 625. 626. 628. 629. 630. 631. 632. 633. 634. 635. 636. 637. 644. 645. 646. 659. 662. 663. 664. 665. 668. 677. 678. 706. 707. 708. 709. 710. 711. 712. 730. II. 8. 41. 75. 76. 85. 256. 285. 293. 304. 329. 330. 336. 354. 355.
Famintzin, A. I. 234. 235. 270. 271. II. 14. 58. 74. 79. 85. 147. 161. 178. 200. 214. 222. 224. 230. 356. 362. 364. 366. 367. 369. 374. 375. 385. 395.
Farlow, W. G. I. 174. 176. 321. 322. 327. 351. 362. 395.
Farmer, J. B. I. 489. 492. 493. 519. 520. 521. 523. 527. II. 47. 56. 61. 62. 63. 65. 66. 67. 91. 255.
Feitel, R. II. 136. 161.
Fisch, C. I. 6. 7. 16. 32. 34.
Fischer, A. I. 80. 81. 82. 83. 90. II. 26. 37. 88. 92. 108. 181. 215. 393.
Fischer, E. II. 18. 23.
Flahault, C. II. 135. 175. 214. 215. 315. 316. 335. 395.
Fleissig, P. II. 147. 161.
Flückiger, F. A. II. 138. 161.
Focke, G. W. II. 151. 161.
Fol, H. II. 191. 379. 394.
Folgner, O. I. 49. 50.
Forchhammer. II. 138.
Forel, F. A. II. 81. 85. 136. 139. 161. 189. 190. 192. 193. 209. 215.
Forti, A. II. 338. 351. 356.
Foslie, M. I. 423. 425. 426. 428. 456. 460. 560. 731. II. 170. 215. 240. 262. 289.
Frank, A. B. II. 135. 161. 358. 374.
Frank, Th. II. 133. 161. 183. 215. 221. 222. 227. 230. 260. 262.
Franke, M. I. 230. 235. II. 313. 324. 336.
Franzé, R. I. 135. 138. 139. 140. 141. 144 147. 164. 196. II. 9.
Freeman, E. M. I. 174. 176. 552. 553. 731. II. 313. 336.
Frentzel, J. II. 382. 394.
Fresenius, G. II. 265. 267.
Fricke, F. I. 162.
Fritsch, F. E. I. 217. 222. 224. 230. 235. 240. 241. II. 205. 215.
Fuchs. II. 193. 215.
Fuhrmann, O. II. 206. 207. 215.

Gaidukov, N. I. 5. 16. 203. 204. II. 119. 120. 121. 122. 124. 196. 197. 215.
Gardiner, W. I. 430. 460. II. 75. 85.
Gautier, A. II. 138. 161. 183. 215.
Gay, F. I. 20. 21. 24. 25. 70. 146. 164. 168. 169. 201. 202. 204. 209. 211. 224. 226. 233. 234. 235. 237. 239. 256. 261. 263. 264. 271. II. 259.
Geddes, P. II. 362. 366. 367. 369. 374.
Gerassimoff, J. I. 61. 62. 67. 69. 90. II. 65. 68.
Geyler, Th. I. 405. 414. 416. 418. 422.
Giard, A. I. 564. 565.
Gibson, R. J. H. I. 300. 302. 579. 652. 731. II. 75. 85.
Giesenhagen, K. I. 328. 330. 331. 335. 336. 337. 347.
Gilson. I. 315.
Glück, H. II. 356. 357. 374.
Gmelin. I. 423.
Gobi, C. I. 21. 25. 29. 247. 249. 251. 254. 367. 368. 395.- II. 3. 4. 23. 177. 215.
Goebel, K. I. 152. 154. 155. 159. 163. 164. 253. 254. 342. 343. 346. 347. 387. 395. 417. 431. 436. 439. 457. 460. 468. 472. 534. 591. 622. 624. 625. 629. 638. 643. 645. 646. 647. 669. 670. 731. II. 6. 10. 38. 43. 69. 70. 73. 78. 85. 175. 176. 215. 231. 239. 240. 258. 262. 285. 291. 293. 303.
Gödechens. II. 138. 161.
Göppert, H. R. II. 88. 92. 188. 215.
Goetz, G. I. 342. 343. 344. 346. 347. II. 57.
Goetz, H. I. 320. 321. 322. 324. 327.
Goldflus, M. II. 395.
Golenkin, M. I. 148. 164. 288. 290. II. 45. 65. 66. 79. 85. 90. 92. 138. 161. 199. 200. 215.
Gomont, M. II. 215.
Goroschankin, J. I. 138. 140. 141. 145. 152. 154. 159. 164. II. 24. 25. 62.
Gottlieb, J. II. 151. 161.
Grabendörfer, J. I. 445. 454. 456. 457. 460. 514. 527.
Graff, L. von. II. 364. 365. 366. 367. 368. 374.
Gran, H. H. I. 96. 101. 117. 128. 131. 181. 182. 183. 386. 395. 403. II. 136. 161. 171. 172. 174. 179. 188. 189. 206. 207. 210. 215. 338. 339. 344. 351. 384.
Gray, J. E. I. 260. 262. 271.
Greenish. II. 148.
Greville, R. K. I. 430. 460. 512. 527.
Grintzesco, J. I. 184. 185. 186. 191. II. 156. 161. 265. 266. 267. 386. 395.
Gruber, A. II. 366. 375.
Gruber, E. I. 65. 175. 282. 286. 293. 294. 303. 308. 369. 445. 446. 447. 449. 450. 456. 457. 481. 482. 484. 489. 498. 499. 500. 502. 503. 512. 513. 514. 516. 525. 527. 530. 540. 544. 545. 549. 563. 565. 572. 598. 599. 646. 647. 657. II. 326.
Gründler, H. I. 132.
Grunow, A. I. 132.
Günther, A. II. 79. 85.
Guignard, L. I. 445. 454. 455. 460. 521. 527. 668. 669. 672. 673. 674. 731. II. 38. 39. 41. 43.
Gunner. I. 423.

Haberlandt, G. I. 59. 63. 69. 90. II. 61. 262. 290. 362. 365. 366. 374.
Häckel, E. II. 165. 171. 172. 215. 350. 367. 375. 384. 394.
Häcker, V. II. 56. 57. 63. 68. 90. 92.
Haedicke. II. 79. 85.
Hallas, E. 55. 90.
Hamann. II. 363. 364. 375.
Hamberg, K. II. 140. 141. 162.
Hansen, A. I. 481. 485. 488. II. 116. 118. 119. 121. 122. 124. 133. 139. 144. 146. 148. 149. 150. 162. 181. 200. 215. 393. 395.
Hansgirg, A. I. 9. 16. 228. 324. II. 186. 215. 265. 268. 306. 336.
Hansteen, B. I. 526. 527. II. 150. 151.161. 162.
Hanstein, J. I. 318. 327. II. 79. 85. 240. 241. 262.
Hariot, P. I. 247. 249. 254.
Harper, R. A. II. 264.
Hartleb, K. II. 156. 162.
Harvey, W. I. 260. 272. 291. 302. 391. 423. 426. 430. 433. 434. 436. 438. 439. 451. 460. 489. 506. 509. 527. 538. II. 290.
Hassak, C. II. 134. 162.
Hassenkamp, A. I. 565. 699. 726. 727. 728. 731.
Hauck, F. I. 268. 272. 512. II. 371. 373. 375.
Haufe, F. E. I. 546. 578. 579. 611. 642. 647. 731.
Hauptfleisch, P. I. 53. 58. 59. 75. 76. 77. 79. 80. 81. 90. 112. 114. 538. 564. 579. 704. 713. 716. 718. 723. 725. 726. 731.
Hedgcock, G. G. I. 567. 568. 731.
Heincke, F. II. 384. 393. 394.
Heinricher, E. I. 288. 289. 290. 291.
Henckel, A. I. 579. 731. II. 75. 76. 79. 85. 148. 149. 162.
Henfrey. I. 158.
Hensen, V. I. 121. II. 165. 215. 338. 339. 351. 380. 381. 382. 383. 384. 394.
Hertwig, O. II. 67. 68. 90. 92. 127. 128. 130. 258. 262.
Hertwig, R. II. 53. 67. 68. 262. 367. 375.
Heurck, H. van. I. 93. 131. II. 105. 124. 396.
Heyder. II. 362.
Heydrich, F. I. 267. 272. 560. 653. 731.
Hick, T. I. 326. 327. 525. 527. II. 75. 76. 85.
Hieronymus, G. I. 149. 150. 158. 162. 164. 172. 176. 191. II. 58. 111. 319. 336. 356.
Hildebrand, F. I. 254.
Hirn, K. E. I. 212. 213. 214. 217. 219. 22. II. 33. 35. 36.

Hjort, J. I. 174. 189. 215. 394.
Högbom, A. G. II. 80. 85.
Hörmann. II. 89. 92.
Hofmeister, W. I. 63. 90. 212. 346. II. 38. 224. 227. 230. 269.
Holmes. I. 174. 176. II. 224. 230.
Holt. II. 224. 230.
Holtz, F. L. I. 496. 527.
Hooker, J. D. I. 430. 433. 436. 460. 489 506. 509. 527. II. 290.
Hoppe-Seyler. II. 139. 140. 162.
Howe, M. A. I. 283. 287.
Huber, J. I. 179. 180. 188. 191. 196. 224. 225. 226. 227. 228. 229. 230. 231. 232. 235. 240. 241. II. 13. 23. 298. 305. 306. 308. 309. 310. 311. 313. 314. 315. 317. 336.
Hüfner, G. II. 140. 145. 162. 191. 215. 216.
Huitfeld-Kaas, H. II. 206. 216.
Humboldt, A. v. II. 171.
Humphrey, J. E. I. 442. 445. 450. 456. 460.
Hunger, F. W. T. II. 78. 85. 150. 151. 162.
Hunter, A. A. I. 567. 568. 731.
Hus, H. T. I. 529. 534.

Ikeno, S. II. 43.
Imhäuser. I. 209. 210. 211. II. 12.
Irvine, J. II. 163.
Ishikawa. I. 135. 164.
Israel. II. 184. 216.
Itzigsohn, H. II. 356. 375.
Iwanoff, L. I. 7. 8. 9. 12. 16. 27. 319. 327. II. 354. 356.

Jacobsen, O. II. 133. 139. 140. 162. 216.
Jadin, F. II. 317. 336.
Janczewski, E. de. I. 351. 353. 360. 395. 398. 405. 414. 422. 529. 532. 534. 538. 666. 701. 703. 704. 705. 706. 726. 731.
Janisch. I. 132.
Janse, J. M. I. 313. 314. 315. 316. II. 88. 92. 173. 181. 216. 225. 230. 240. 241. 242. 245. 246. 262. 385. 386. 388. 395.
Jennings, A. V. I. 247. 249. 254. II. 357. 375.
Jensen, P. II. 226. 230.
Jönsson, B. I. 360. 395. 554. 731.
Jönsson, H. I. 174. 177.
Joffé, R. I. 529. 534.
Johnson, T. I. 361. 392. 395. 485. 487. 488. 534. 579. 718. 724. 725. 731. II. 21. 22.
Johow, Fr. I. 338. 347. II. 90. 92.
Jolis, A. le. I. 423. 426. 460. 557. 731. II. 165. 216. 290.
Jost, L. I. 241. 242. 246. 247. II. 144. 155. 162. 222. 224. 230. 231. 262.
Juranyi, L. I. 212. 217. 221. 222. II. 46. 212.
Just, L. II. 324. 336.

Kaiser, O. I. 338. 347. II. 90. 92.
Karsakoff, N. I. 469. 472.
Karsten, George. I. 32. 93. 97. 101. 105. 107. 111. 114. 116. 117. 118. 121. 122. 123. 124. 125. 126. 127. 128. 129. 130. 131. 247. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 293. 311. 591. 594. 646. 731. II. 9. 53. 54. 56. 57. 98. 99. 100. 106. 109. 110. 124. 130. 147. 155. 157. 158. 159. 165. 166. 175. 182. 200. 216. 240. 262. 303. 321. 336. 385.
Karsten, Gust. II. 216.
Keeley, F. J. I. 104. 132.
Kellermann, K. F. II. 186. 217.
Kessler. II. 375.
Ketel, K. F. I. 575. 576. 577. 638. 731.
Keuten, J. II. 90. 92.
Keutner, J. II. 136. 138. 160.
Khawkine, W. II. 158. 162.
Kienitz-Gerloff, F. II. 75. 85.
Kirchner, O. I. 155. 161. 162. 164. 233. 235. II. 81. 86. 135. 165. 168. 192. 206. 218. 310. 336. 341. 342. 351.
Kjellman, F. R. I. 174. 177. 180. 256. 258. 264. 272. 308. 309. 348. 351. 362. 368. 373. 374. 375. 379. 382. 391. 395. 423. 426. 434. 443. 454. 460. 472. 473. 478. 479. 488. 514. 529. 534. 551. 555. 556. 559. 562. 652. 731. II. 165. 166. 167. 170. 173. 187. 188. 189. 192. 196. 202. 203. 204. 216. 234. 246. 247. 262. 313. 379. 394.
Kjellmann-Petersen. I. 460.
Klebahn, H. I. 68. 69. 84. 86. 87. 88. 89. 90. 93. 122. 123. 124. 131. 212. 214. 218. 219. 220. 221. 222. 227. 230. 235. 288. 289. 290. 291. 350. 395. 463. 479. II. 40. 44. 45. 46. 52. 53. 54. 55. 56. 65. 90. 111. 112. 175. 216.
Klebs, G. I. 3. 4. 5. 6. 8. 9. 11. 12. 16. 20. 21. 25. 26. 27. 33. 34. 35. 44. 46. 48. 49. 50. 58. 59. 63. 65. 68. 70. 71. 73. 75. 76. 77. 78. 80. 88. 89. 90. 116. 122. 138. 139. 140. 143. 146. 147. 164. 165. 168. 169. 170. 172. 173. 175. 177. 178. 179. 180. 192. 193. 194. 195. 196. 198. 199. 200. 203. 204. 217. 221. 223. 224. 225. 226. 230. 233. 234. 235. 241. 320. 326. 327. 471. II. 4. 6. 7. 10. 11. 23. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 65. 77. 81. 82. 83. 84. 85. 95. 112. 114. 115. 116. 117. 125. 127. 128. 129. 130. 133. 134. 147. 151. 152. 153. 154. 156. 162. 168. 172. 178. 180. 205. 216. 222. 223. 227. 230. 231. 236. 239. 240. 242. 248. 249. 250. 251. 252. 253. 254. 256. 257. 258. 259. 262. 263. 265. 268. 270. 271. 274. 313. 322. 323. 324. 335. 336. 385. 386. 387. 395.
Klein, J. II. 75. 76. 85. 118. 125. 154. 162.
Klein, L. I. 152. 153. 155. 156. 160. 161. 162. 164. II. 10. 69. 72. 396.
Klemm, P. I. 313. 317. II. 227. 230. 239. 240. 241. 242. 263. 393. 396.
Klerker, J. af. I. 204. II. 129. 130.
Klingmann. II. 184. 216.
Knauthe, K. II. 140. 162.
Knudsen, M. II. 174. 216.

Kny, L. I. 484. 488. 496. 527. 544. 546. 556. 562. 564. 591. 597. 605. 607. 609. 731. II. 150. 239. 240. 263. 313. 336.
Koch, L. II. 135. 151. 162.
Koernicke, M. II. 90. 92. 273. 274.
Kofoid, C. A. I. 150. 151. 153. 165. II. 10. 382. 394.
Kohl, F. G. II. 75. 76. 80. 85. 130. 134. 137. 162. 388. 395.
Kolkwitz, R. II. 79. 85. 96. 125. 148. 150. 162. 185. 203. 216.
Koorders, S. H. II. 158. 162.
Korschelt. II. 362.
Kossowitsch, P. II. 135. 157. 162. 386. 395.
Kraemer, A. II. 383. 394.
Krassilstschik, J. I. 139. 165.
Kraus. II. 120. 125. 187.
Kraus, G. II. 147. 162. 216.
Krefting. II. 79.
Krok. II. 177. 216.
Krüger, W. II. 136. 156. 158. 162. 335. 336.
Krümmel, O. II. 171. 174. 190. 191. 192. 216.
Kuckuck, P. I. 137. 138. 165. 174. 175. 177. 236. 239. 270. 271. 272. 308. 349. 351. 353. 354. 355. 356. 357. 358. 361. 367. 371. 372. 373. 376. 380. 381. 382. 383. 384. 395. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 409. 412. 414. 415. 420. 422. 459. 462. 463. 464. 465. 466. 467. 469. 473. 474. 475. 477. 478. 479. 540. 541. 542. 551. 552. 557. 561. 569. 572. 573. 589. 650. 652. 653. 659. 692. 694. 731. II. 19. 26. 27. 29. 33. 37. 59. 68. 77. 85. 103. 113. 125. 128. 130. 150. 165. 198. 201. 202. 203. 204. 208. 216. 222. 238. 266. 278. 297. 299. 306. 307. 308. 310. 311. 312. 319. 328. 334. 336. 354. 355. 356. 386. 387. 388. 393. 395.
Kühn, J. II. 318. 324. 336.
Kühne, W. I. 328. 347. II. 89. 92. 143. 162.
Küster, E. I. 295. 297. 298. 300. 302. 304. 308. II. 147. 155. 162. 240. 241. 242. 244. 245. 263.
Kützing, F. T. I. 378. 423. 445. 460. 488. 489. 506. 509. 527. 538. 543. 544. 545. 546. 547. 548. 550. 551. 578. 583. 585. 590. 592. 597. 606. 616. 641. 642. 654. 656. 658. 659. 660. 661. 667. 715. 724. 731. II. 118. 125. 265. 268. 286. 327.
Kuntze, O. I. 509. 527.

Lagerheim, G. von. I. 8. 13. 15. 16. 18. 20. 25. 60. 71. 90. 174. 177. 188. 192. 196. 203. 204. 209. 210. 211. 232. 252. 254. 256. 272. II. 4. 12. 13. 128. 130. 187. 216. 315. 319. 322. 324. 334. 336. 341. 351. 396.
Lagerstedt, N. I. 209. 211.
Lakowitz, C. II. 177. 187. 216.
Lankester, E. R. I. 117. 131. II. 362. 367. 375.
Lapparent. II. 81. 85.
Laurent, E. II. 135. 164.
Lauterborn, R. I. 7. 10. 16. 30. 32. 47. 48. 50. 93. 98. 107. 108. 109. 112. 113. 116. 117. 118. 131. 139. 165. II. 91. 62. 98. 102. 110. 125. 130. 147. 155. 206. 208. 217. 349. 377. 393.
Lee. II. 230.
Leeuwenhoek. I. 134. II. 386.
Lehmann, E. I. 684. 731.
Leitgeb, H. I. 273. II. 80. 81. 85. 147. 162.
Lejonne, P. II. 395.
Lemaire, A. II. 393. 396.
Lemmermann, E. I. 11. 16. 21. 25. 188. 192. II. 206. 207. 217. 338. 351.
Leprieure. II. 175.
Lieberkühn, N. II. 371. 373. 375.
Lightfoot. II. 354.
Lind, K. II. 317. 336.
Linné, C. von. I. 6.
Livingston, B. E. II. 261. 263.
Loeb, J. II. 258. 263.
Loew, O. II. 133. 135. 156. 157. 162. 163. 183. 185. 217.
Löwenstein, A. II. 186. 217.
Lohmann, H. I. 5. 9. 10. 16. II. 171. 217. 338. 382. 383. 394.
Lorenz, J. R. I. 258. 262. II. 165. 167. 168. 170. 185. 192. 193. 196. 217. 246. 247. 263. 355. 356.
Lotsy, J. II. 257. 263. 270. 273. 274.
Lovén, H. II. 143. 163.
Lozéron, H. II. 207. 217. 338. 351. 382. 383. 394.
Ludwig, F. I. 121.
Lüders, J. E. I. 125. 131. II. 147. 163.
Luerssen, C. I. 717.
Lütkemüller, J. I. 53. 55. 64. 74. 75. 76. 77. 78. 79. 80. 81. 82. 90. II. 77. 85. 105. 108. 125.
Lundell, P. M. I. 89. 90.
Luther, A. I. 19. 20. 21. 23. II. 4.
Lutz, L. II. 157. 163.
Lyngbye. II. 327.

MacMillan, C. I. 433. 435. 436. 443. 445. 449. 451. 452. 454. 457. 460. II. 290. 291.
Magnus, P. I. 258. 272. 405. 411. 412. 414. 415. 416. 417. 422. 423. 496. 527. 544. 609. 731. II. 175. 217. 308. 319. 336. 371. 375.
Maillefer, A. I. 520. II. 205.
Malinesco, O. I. 191. II. 267. 387. 395.
Marchesetti, C. von. II. 371. 375.
Marchlewski. II. 120.
Massart, J. II. 224. 230. 244. 263.
Massee, G. I. 190. 192. 603. 731. II. 75. 85.
Matruchot, L. I. 203. 204. II. 156. 158. 159. 163.
Maupas. II. 9. 23.
Maurizio, A. II. 352. 356.
Mayer, P. II. 393.

Meigen, W. II. 80. 85.
Menyhardt. I. 132.
Mereschkowsky, C. I. 116. 130. 132. II. 106. 110. 111. 125. 147. 155. 163.
Merget, A. II. 141. 163.
Meyen, F. J. I. 185. 436. 460. 514. 527. II. 265. 268.
Meyer, A. I. 141. 153. 156. 157. 161. 165. II. 75. 76. 86. 111. 115. 116. 125. 133. 139. 148. 155. 163. 181.
Meyer, H. I. 5. 17. II. 174. 217.
Migula, W. I. 150. 151. 153. 154. 158. 165. 328. 329. 333. 335. 345. 347. II. 133. 163. 173. 217. 257. 263.
Millardet, A. I. 88. 90. II. 119. 120. 125.
Miquel, P. I. 116. 121. 122. 132. II. 387. 395.
Mitchell, M. O. I. 374. 375. 376. 395. 514. 527. II. 301.
Mitrophanow. II. 106. 125.
Mitzkewitsch, L. I. 60. 90. II. 90. 92.
Moebius, K. II. 179. 217. 235. 263.
Moebius, M. I. 64. 65. 90. 231. 235. 262. 264. 272. 567. 568. 731. II. 334. 336.
Möller, A. II. 356. 358. 361. 375.
Möller, H. II. 130 151. 163.
Mohl, H. von. I. 262. 272.
Mohn, H. II. 189. 217.
Molisch, H. I. 7. 17. 117. 132. II. 79. 86. 118. 120. 125. 133. 135. 141. 163. 164. 183. 186. 217. 387.
Moll, J. W. II. 90. 92.
Mollet. I. 512. 527.
Molliard, M. I. 203. 204. II. 156. 158. 159. 163.
Montagne, C. I. 260. 272. 534. II. 175. 217.
Moore, G. T. I. 174. 177. 182. 183. II. 75. 86. 186. 217.
Moore, M. S. le I. 168. 169. II. 224. 230.
Morren. I. 85. 86.
Mottier, D. M. I. 485. 486. 488. II. 33. 38. 42. 43. 57. 84. 90. 91. 92. 227. 230. 274.
Müller, J. II. 380. 381. 384.
Müller, N. J. C. II. 217.
Müller, O. I. 93. 95. 97. 101. 102. 103. 104. 105. 106. 107. 108. 109. 110. 111. 112. 113. 114. 115. 119. 120. 121. 122. 131. 132. II. 178. 217.
Murbeck, Sv. I. 367. 395.
Murray, G. I. 130. 131. 132. 175. 177. 180. 260. 261. 268. 270. 272. 293. 302. 317. 366. 374. 375. 376. 395. 458. 460. 491. 496. 517. 519. 527. 684. 732. II. 16. 23. 74. 81. 86.206. 217. 288. 396. 373. 375.
Murray, J. II. 134. 163.
Muther. II. 79. 86.

Nadson, G. II. 130. 163. 197. 217. 316. 317. 336.
Nägeli, C. I. 28. 29. 52. 60. 72. 73. 111. 166. 169. 171. 177. 184. 185. 189. 191. 192. 224. 235. 239. 246. 273. 274. 275. 282. 287. 291. 295. 302. 311. 313. 317. 328. 347. 480. 481. 483. 485. 488. 546. 557. 558. 564. 569. 578. 579. 582. 583. 584. 585. 591. 592. 593. 597. 958. 601. 605. 609. 613. 622. 646. 647. 658. 661. 662. 666. 669. 675. 678. 701. 704. 705. 706. 732. II. 84. 88. 92. 97. 147. 148. 163. 184. 185. 200. 217. 237. 238. 274. 389. 395.
Nagel, W. A. II. 224. 230. 392. 395.
Nansen, Fr. II. 394.
Nathansohn, A. I. 61. 69. 90. 91. II. 57. 91. 137. 163. 180. 181. 217. 258. 263.
Natterer, K. II. 136. 139. 140. 163. 178. 217.
Nebelung. II. 119. 120. 125.
Nestler, A. II. 179. 200. 217.
Neumayr. II. 378. 394.
Nichols, A. I. 326. 327.
Noll, F. I. 273. 274. 287. 304. 307. 308. 313. 314. 315. 317. II. 82. 86. 88. 92. 118. 119. 121. 125. 155. 163. 181. 199. 217. 236. 240. 241. 242. 246. 263. 385. 386. 389. 390. 395.
Nordenskiöld. II. 394.
Nordgaard, O. II. 189. 215.
Nordhausen, M. I. 257. 258. 272.
Nordstedt, C. F. O. I. 73. 90. 333. 347. II. 23.
Novakowski. II. 308.

Örstedt, A. S. II. 196. 197. 218.
Okamura, K. I. 551. 553. 578. 588. 589. 611. 635. 654. 658. 660. 667. 726. 732. II. 175. 218. 233.
Oliver, F. W. I. 452. 453. 454. 460.
Olson, M. E. I. 546. 732.
Oltmanns, F. I. 230. 235. 241. 244. 247. 305. 325. 327. 467. 470. 473. 489. 493. 497. 498. 506. 510. 512. 516. 517. 524. 527. 538. 680. 681. 688. 689. 691. 692. 698. 700. 701. 711. 732. II. 40. 45. 48. 49. 50. 64. 163. 182. 187. 195. 196. 197. 218. 225. 230. 234. 243. 263. 278. 312. 319. 320. 336. 394. 395.
Ono, N. II. 139. 163. 231. 263.
Ostenfeld, C. I. 182. 183. II. 174. 216. 219. 339. 340. 345. 351.
Osterhout, M. J. V. I. 579. 668. 680. 681. 722. 723. 732. II. 46. 57.
Ostwald, W. II. 339. 351.
Ott, E. I. 116. 132. II. 106. 110. 125.
Overton, E. I. 68. 69. 90. 153. 156. 161. 165. 338. 344. 347. II. 25. 37. 67. 111. 112. 125.

Palla, E. I. 60. 68. 73. 83. 90. 117. II. 91. 92. 95. 97. 98. 112. 125.
Palladin, W. II. 143. 163.
Palmer, T. Ch. I. 104. 132. II. 144. 163.
Pampaloni, L. II. 157. 163.
Pelletan, J. I. 132.
Penard, E. I. 188. 192.
Penhallow, D. II. 81. 86.
Pennington, M. II. 129. 131. 157. 163. 185. 218.

Peter, A. I. 638. 732. II. 267. 268. 319. 336.
Petersen, v. II. 191.
Petit. I. 90.
Petraschevsky, L. II. 143. 163.
Pfeffer, W. I. 44. 90. II. 30. 37. 61. 83. 84. 86. 89. 92. 120. 121. 127. 128. 129. 130. 131. 134. 138. 141. 144. 145. 146. 155. 163. 179. 180. 183. 184. 218. 224. 227. 228. 229. 230. 231. 239. 241. 242. 243. 263.
Pfitzer, E. I. 93. 94. 97. 107. 108. 110. 116. 122. 124. 128. 129. 132. II. 105. 119. 125. 147.
Phillips, R. W. I. 429. 430. 442. 460. 659. 701. 703. 704. 706. 710. 711. 712. 713. 714. 715. 722. 726. 732
Phipson, I. 191. 192. II. 119. 125.
Piccone, A. II. 176. 218.
Pierce, G. I. 523. 527.
Porter, H. C. II. 177. 178. 179. 182. 218. 308. 313. 334. 336.
Postels, A. I. 423. 431. 432. 435. 437. 439. 440. 460. 489. 527. 552. 732. II. 291.
Potter, M. C. II. 319. 336.
Pouchet. I. 13. 35. 50.
Powell, Ch. II. 81. 86.
Prantl, K. I. 267. 300. 378. II. 327.
Pringsheim, N. I. 60. 69. 91. 151. 153. 158. 159. 162. 165. 192. 194. 195. 196. 201. 212. 213. 214. 215. 218. 219. 220. 221. 222. 226. 227. 232. 233. 235. 241. 242. 246. 247. 304. 306. 307. 308. 321. 324. 327. 328. 334. 335. 346. 347. 373. 395. 405. 411. 412. 414. 415. 416. 421. 422. 423. 638. 667. 732. II. 3. 36. 120. 129. 131. 134. 163. 200. 218. 271. 274. 275. 308. 336. 376.
Prowazek, S. I. 116. 132. 140. 143. 165. II. 242. 246. 263.

Quinton, R. II. 181. 182. 218.

Rabenhorst, L. I. 347.
Raciborski, M. II. 261. 263.
Radais, M. II. 158. 164.
Rafter. II. 394.
Ralfs, J. I. 72. 85. 86. 91.
Ramaley, Fr. I. 445. 460.
Rath, O. vom. II. 392. 396.
Rathbone, M. II. 312. 335.
Rattray, J. II. 144. 164. 335. 336.
Rauwenhoff, N. W. P. I. 288. 291.
Ray, J. I. 25. II. 187. 218.
Reed, M. II. 357. 375.
Rees, M. II. 356. 375.
Regnell. I. 163.
Rein, J. II. 186. 218.
Reinhard, L. I. 165. 175. 177. 233. 468.
Reinhardt, M. O. II. 82. 84. 86.
Reinke, J. I. 135. 136. 165. 166. 167. 168. 169. 179. 180. 205. 206. 207. 208. 228. 230. 231. 235. 262. 272. 310. 311. 312. 316. 317. 349. 351. 356. 359. 360. 262. 363. 364. 365. 366. 367. 368. 369. 370. 371. 373. 376. 377. 378. 379. 383. 384. 385. 386. 387. 388. 389. 390. 391. 395. 396. 397. 399. 401. 403. 405. 406. 407. 408. 410. 412. 413. 414. 415. 417. 418. 419. 420. 422. 423. 433. 439. 444. 445. 448. 450. 457. 460. 462. 463. 464. 465. 466. 470. 473. 475. 476. 477. 478. 480. 482. 483. 484. 487. 488. 491. 524. 526. 527. 529. 531. 534. 544. 591. 597. 652. 732. II. 15. 16. 19. 20. 21. 94. 102. 103. 118. 120. 121. 122. 123. 124. 125. 128. 136. 137. 146. 164. 165. 173. 177. 178. 180. 198. 204. 212. 218. 231. 233. 235. 247. 256. 263. 277. 282. 294. 295. 296. 297. 298. 302. 303. 306. 311. 319. 320. 321. 336. 358. 361. 375. 378. 379. 386. 390. 393. 395.
Reinsch, P. I. 29. 211. 239. II. 328. 337.
Renard. II. 163.
Richards, H. M. I. 488. 489. II. 328. 337.
Richter, Ad. II. 178. 218.
Richter, J. I. 335. 347. II. 226. 227. 230. 236. 245. 246. 263.
Richter, O. II. 387. 395.
Richter, P. I. 256. 272.
Riocreux. I. 352.
Rischawi, L. I. 529. 534.
Ritter, G. II. 143. 164.
Robertson, R. A. I. 65. 91.
Rosanoff, S. I. 560. 561. 562. 732. II. 75. 116. 118. 123. 124. 125. 144. 148. 149. 164.
Roscoe. II. 214.
Rosen, F. I. 4. 17. II. 4. 23.
Rosenthal, O. I. 436. 439. 441. 445. 447. 451. 452. 454. 455. 457. 460.
Rosenvinge, L. K. I. 20. 25. 70. 91. 201. 205. 206. 208. 209. 210. 211. 226. 230. 235. 236. 239. 257. 258. 263. 266. 272. 357. 361. 362. 364. 366. 386. 396. 426. 460. 492. 527. 602. 603. 605. 607. 608. 609. 678. 732. II. 165. 173. 192. 198. 202. 203. 218. 235. 263. 264. 286. 306. 307. 310. 311. 319. 328. 337. 354. 355. 356.
Rostafinski, J. von. I. 8. 17. 25. 26. 27. 138. 158. 165. 177. 180. 488. 489. 496. 512. 527. II. 4. 23. 117. 125. 187. 218.
Roth, J. II. 132. 138. 164. 173. 188. 218.
Rothert, W. II. 224. 230.
Rothpletz, A. I. 301. 302. 559. 732.
Royers, H. II. 396.
Rue, de la. I. 189. 192.
Rumm, C. II. 184. 185. 218.
Ruprecht, F. I. 423. 426. 428. 431. 432. 434. 435. 437. 439. 440. 443. 444. 445. 451. 460. 489. 527. 552. 732. II. 291.
Ryder, J. A. I. 153. 165.

Saccardo, F. I. 247. 254.
Sachs, J. I. 60. 312. 321. 325. 328. 332. 339. 340. 341. 343. 345. 347. 351. 560. II. 3. 4. 5. 15. 17. 23. 224. 227. 242. 272. 273. 274. 275. 276. 285. 303.

Sachsse. II. 121. 126.
Sarrasin. II. 191.
Sauvageau, C. I. 350. 351. 352. 354. 355. 356. 373. 376. 379. 383. 396. 397. 400. 401. 402. 403. 404. 405. 408. 409. 410. 411. 412. 414. 422. 423. 464. 465. 466. 468. 469. 471. 472. 473. 475. 477. 478. 487. 489. II. 19. 21. 71. 79. 86. 129. 131. 244. 257. 264. 311. 312. 320. 331. 322. 335. 337.
Schaarschmidt, J. I. 20. 24. 25. 237. 239. 319. 327.
Schacht, H. II. 38.
Schenk, A. I. 324. 327.
Scherffel, A. I. 5. 6. 14. 17. 25. 217. 222. II. 4. 18. 23. 159. 164.
Schewiakoff, W. I. 30. 32. 150. 153. 165. II. 362. 367. 375.
Schilling, A. J. I. 45. 47. 49. 50.
Schimper, A. F. W. II. 93. 104. 106. 107. 108. 111. 112. 114. 115. 116. 147. 149. 158. 164. 204. 225. 230. 348.
Schlösing, Th. II. 135. 164.
Schmankewitsch. II. 234. 264.
Schmidle, W. I. 62. 91. 139. 140. 145. 165. 188. 190. 192. 204. 237. 239. 247. 254. 567. 568. 575. 638. 668. 680. 681. 682. 732. II. 41. 46. 172. 193. 206. 218. 338. 351.
Schmidt, A. I. 93. 132.
Schmidt, M. I. 132.
Schmiedeberg. II. 79. 86.
Schmitz, F. I. 69. 87. 91. 93. 181. 183. 213. 261. 267. 269. 270. 272. 300. 302. 313. 320. 321. 327. 338. 347. 377. 379. 396. 530. 533. 534. 535. 537. 538. 544. 551. 552. 557. 564. 566. 567. 568. 577. 579. 596. 597. 599. 601. 605. 609. 612. 652. 666. 667. 668. 669. 670. 672. 674. 680. 682. 683. 684. 685. 686. 688. 691. 692. 693. 695. 696. 697. 698. 699. 701. 702. 704. 705. 706. 713. 716. 718. 720. 721. 722. 723. 725. 726. 728. 732. II. 4. 5. 12. 17. 27. 31. 35. 38. 39. 43. 66. 72. 81. 82. 83. 84. 86. 89. 90. 91 92. 93. 94. 100. 101. 104. 105. 107. 108. 111. 112. 113. 114. 115. 116. 117. 125. 147. 148. 149. 150. 151. 152. 153. 154. 164. 240. 241. 264. 324. 327. 337. 357. 370. 371. 373. 375.
Schneider, A. I. 139. 165.
Schneidewind. II. 136. 162.
Schnetzler, J. B. II. 129. 131. 186. 218.
Schniewind-Thies, J. II. 273. 275.
Schroeder, B. I. 74. 75. 76. 77. 78. 91. 114. 130. 132. 155. 165. 167. 169. 187. 188. 190. 192. 203. II. 77. 86. 172. 218. 338. 340. 341. 346. 347. 348. 351.
Schröder, G. II. 352. 353. 356.
Schröter, C. I. 122. 132. II. 81. 86. 135. 165. 168. 192. 206. 207. 218. 338. 341. 343. 346. 347. 351. 382. 384. 394.
Schütt, F. I. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 93. 94. 95. 96. 101. 102. 107. 110. 119. 120. 121. 128. 129. 131. 132. II. 7. 84. 119. 120. 122. 123. 124. 126. 165. 171. 177. 188. 218. 240. 264. 338. 339. 342. 343. 344. 348. 349. 350. 351. 380. 384. 395.
Schultz-Schultzenstein. I. 445. 460.
Schultze, F. E. II. 371. 373. 375.
Schultze, M. I. 111. 112.
Schumann, C. II. 88. 92.
Schunk. II. 120.
Schwarz, Fr. II. 226. 230.
Schwendener, S. I. 274. 592. 597. 605. 732. II. 356. 361. 373. 375.
Secchi. II. 190.
Seckt, H. I. 605. 732.
Sedgwich. II. 394.
Seligo, A. I.. 148 165. II. 338. 351.
Semper, K. II. 234. 264. 371.
Senn, G. I. 3. 5. 11. 12. 13. 14. 17. 19. 20. 31. 32. 33. 34. 74. 75. 91. 136. 183. 185. 186. 187. 188. 189. 190. 192. 237. 239. II. 6. 18. 77. 86. 157. 164. 265. 268. 345.
Serbinow, J. II. 112. 126.
Setchell, W. A. I. 423. 424. 429. 445. 448. 449. 452. 453. 457. 458. 460. 461. 575. 638. 641. 668. 671. 733.
Seward, A. C. I. 273. 277. 287.
Shaw, W. R. II. 43.
Simony, O. II. 187. 218.
Sirodot, L. I. 538. 573. 574. 575. 576. 638. 639. 640. 651. 669. 671. 679. 681. 683. 684. 733. II. 72. 205. 308. 337.
Skotsberg, C. I. 439. 461.
Smith, A. A. I. 704. 705. 733.
Smith, A. L. I. 436. 461.
Smith, H. L. II. 120. 126.
Smith, W. I. 93. 94. 97. 99. 103. 111. 115. 127. 128. 132. II. 281. 344.
Smith Lorrain, A. I. 508. 528.
Snow, J. W. I. 230. 235. 238. 239.
Söderström, E. I. 360. 396. II. 203. 218.
Solier, A. J. J. I. 259. 266. 271. 291. 300. 301. 302. 308. 309. 355. 387. II. 326.
Sollas. I. 301. 302.
Solms-Laubach, H. Graf zu. I. 273. 276. 277. 278. 279. 280. 281. 283. 284. 285. 286. 287. 317. 322. 323. 324. 326. 327. 538. 560. 561. 562. 563. 564. 566. 573. 615. 642. 643. 650. 655. 656. 657. 667. 669. 673. 674. 683. 696. 697. 733. II. 16. 41. 80. 258. 264. 329. 330. 331. 337.
Sorby, H. C. II. 120. 126.
Stahl, E. I. 212. 215. 216. 218. 222. 318. 319. 327. II. 78. 86. 116. 126. 129. 131. 222. 223. 224. 225. 230. 235. 236. 239. 264. 354. 356. 358. 359. 360. 375.
Stanford. II. 79. 86.
Stange, B. II. 178. 182. 218.
Stein, F. v. I. 3. 12. 17. 37. 38. 139. 148. 149. 165.
Steinmann, G. I. 273. 277. 278. 283. 287. 288. 301. 302.
Steller. I. 552.

Stockmayer, S. I. 326. 327. II. 167. 205. 218.
Strasburger, E. I. 58. 59. 60. 61. 91. 212. 213. 214. 216. 222. 261. 262. 266. 272. 282. 285. 286. 287. 292. 307. 308. 313. 314. 315. 317. 320. 321. 327. 338. 347. 423. 489. 523. 528. II. 13. 24. 25. 26. 27. 29. 30. 31. 32. 35. 36. 37. 38. 39. 43. 47. 56. 57. 63. 65. 75. 81. 82. 84. 86. 87. 90. 91. 92. 96. 112. 126. 127. 128. 131. 222. 224. 226. 229. 230. 258. 264. 273. 274. 275. 385. 395.
Stuhlmann. II. 175.
Sturch, H. H. I. 716. 717. 733. II. 328. 337.
Svedelius, N. I. 267. 272. 351. 396. II. 165. 173. 174. 177. 218. 231. 252. 233. 264.
Swingle, W. I. 407. 423. II. 84. 91. 93. 150. 185. 218.
Sydow. II. 396.
Szymanski. I. 230. 235.

Tansley, A. G. I. 89. II. 23.
Ternetz, Ch. II. 15. 23.
Thaxter, R. I. 534. II. 18. 23.
Thomas, F. II. 207. 218.
Thomsen, W. II. 378.
Thoulet. II. 136.
Thuret, G. I. 167. 205. 206. 207. 208. 223. 224. 225. 262. 263. 266. 272. 291. 292. 299. 300. 301. 302. 304. 306. 308. 320. 327. 328. 347. 351. 361. 363. 366. 372. 378. 381. 382. 386. 396. 398. 403. 405. 449. 458. 461. 464. 465. 466. 469. 470. 473. 480. 481. 486. 487. 489. 490. 493. 502. 518. 519. 521. 523. 528. 529. 531. 532. 533. 534. 536. 538. 540. 546. 548. 549. 554. 557. 558. 560. 569. 570. 581. 582. 600. 601. 612. 613. 638. 642. 643. 644. 645. 649. 652. 653. 655. 659. 660. 663. 666. 667. 669. 671. 672. 673. 674. 676. 677. 678. 679. 680. 681. 683. 684. 685. 686. 687. 688. 691. 695. 696. 699. 701. 705. 706. 707. 719. 721. 722. 724. 730. 733. II. 3. 9. 12. 23. 47. 212. 286. 223. 237. 255. 256. 292. 295. 312. 330. 337. 376.
Thwaites. I. 638. 733.
Tieghem, Ph. van. I. 11. 17. II. 3. 23. 148. 164.
Tilden, J. E. I. 226. 235. II. 79. 86.
Timberlake, H. G. I. 192. 196.
Tittmann, H. II. 242. 264.
Tobler, F. II. 243. 244. 246. 260. 264. 266. 268.
Tollens, B. II. 79. 85. 86.
Toni, G. B. de. I. 93. 132. 247. 254. 489. 528. II. 175. 219. 354. 356.
Tornoe, H. II. 133. 139. 140. 164.
Towle, E. II. 224. 231.
Townsend, C. O. II. 243. 264.
Treub, M. II. 356. 375.
Treviranus, Ch. L. II. 88. 98.
Tscherning, F. A. II. 168. 175. 219.
Tschirch, A. II. 121. 126.
Tsukamoto, M. II. 185. 219.
Turner. I. 423.

Ule. II. 192. 219.
Unger, Fr. I. 320. 327.

Vaizey, J. R. I. 286. 287. 288. II. 273. 275.
Valiante, R. I. 489. 504. 505. 510. 511. 515. 516. 524. 525. 526. 528. II. 210. 331. 332. 337.
Vaucher. I. 320.
Verworn, M. II. 221. 223. 226. 228. 231.
Vinassa de Regny, P. E. I. 480. 489.
Vines, S. H. I. 346. 347. II. 273. 274. 275.
Vogel, H. W. II. 191. 219. 391.
Vogler, P. I. 122. 132. II. 207. 218. 219.
Voigt, M. I. 114. 132. II. 347. 351.
Volk, R. II. 382. 384. 395.
Vries, H. de. I. 116. 122. II. 116. 117. 126. 127. 128. 129. 131. 182.

Waage, Th. II. 151. 164.
Wahlstedt, L. J. I. 333. 347.
Wakker, J. H. I. 313. 317. II. 148. 154. 164. 240. 242. 245. 264.
Waldeyer, W. II. 53.
Waldvogel. II. 338. 351. 383.
Wallich. I. 93.
Walter. II. 139.
Walter, E. II. 384. 395.
Walther, J. II. 80. 86.
Walz, J. I. 317. 321. 322. 323. 324. 327. II. 33. 34. 35. 37. 41.
Wandel, C. F. II. 174. 219.
Wanklyn, J. A. II. 173. 219.
Ward, M. H. I. 247. 250. 254. II. 357. 358. 361. 375. 386. 395.
Warming, E. I. 150. 165. II. 7.
Wartman, F. B. I. 575. 638. 733.
Webber, H. J. II. 43.
Weber van Bosse, A. I. 180. 236. 239. 269. 272. 297. 298. 300. 302. 309. 311. 312. 316. 317. 595. 659. 661. 733. II. 318. 332. 333. 337. 367. 370. 371. 372. 373. 375.
Weed, W. H. II. 186. 219.
Weismann, A. II. 52. 53. 56. 57. 259.
Welcker. II. 318.
Weltner, W. II. 367. 375.
Went, F. A. F. C. I. 301. 302. II. 32. 37. 126. 127. 130. 131. 322. 337.
Wesenberg-Lund, C. II. 208. 219. 246. 247. 264.
West, G. S. I. 64. 67. 68. 70. 91. II. 186. 219.
West, W. I. 64. 67. 68. 70. 91.
Wettstein, R. von. II. 4. 6. 23.
Whipple, G. C. II. 206. 338. 351.
Whitting, F. G. I. 174. 177. 376. 395. 436. 461. 517. 528. II. 332. 337.
Wichura, A. I. 158. 164.
Wiedersheim, W. II. 367.
Wiesner, J. II. 84. 141. 164.

Wildeman, E. de. I. 209. 211. 247. 249. 254. II. 129. 131. 175. 219.
Will, H. I. 436. 439. 445. 452. 453. 455. 461.
Wille, N. I. 7. 17. 20. 22. 24. 25. 51. 68. 73. 91. 104. 132. 138. 139. 141. 142. 165. 168. 169. 172. 174. 177. 180. 183. 201. 204. 214. 222. 223. 228. 233. 235. 236. 237. 238. 239. 247. 251. 252. 254. 261. 267. 271. 272. 345. 350. 355. 396. 442. 445. 446. 447. 448. 451. 452. 454. 458. 461. 479. 524. 525. 528. 538. 544. 546. 550. 564. 579. 591. 595. 597. 680. 733. II. 4. 7. 9. 14. 16. 18. 23. 33. 36. 37. 76. 79. 86. 137. 141. 164. 175. 176. 181. 187. 193. 198. 203. 219. 280. 282. 283. 289. 298. 303. 304. 305. 306. 316. 319. 336.
Williams, J. L. I. 480. 486. 487. 489. 492. 493. 519. 520. 521. 523. 527. 528. II. 21. 22. 33. 40. 43. 57. 59. 61. 62. 63. 65. 66. 67. 68. 91. 255. 258. 273. 275.
Wills, A. W. I. 153. 156. 165. II. 88. 93. 395.
Wilson, E. B. II. 90. 93.
Winkler, H. I. 492. 528. II. 67. 68. 225. 231. 236. 258. 262.
Winter, A. W. I. 262. 272.
Winter, G. II. 4. 23.
Wisselingh, C. van. I. 60. 61. 69. 91. II. 79. 86. 90. 91. 93.
Witt. I. 132.
Wittrock, V. B. I. 64. 65. 67. 68. 70. 71. 91. 203. 204. 208. 262. 264. 265. 272. 321. 327. II. 187. 219. 247. 264.
Wittstein. II. 192. 219.
Wolfe, J. J. II. 17. 23. 41. 43. 46. 53. 57.
Wolle, F. I. 91.
Woodworth, W. M. I. 496. 528.
Woronin, M. I. 6. 7. 17. 25. 26. 27. 177. 180. 262. 273. 284. 285. 288. 292. 294. 302. 322. 323. 324. 325. 327. II. 4. 41. 79. 86.
Wright, C. H. II. 175. 219.
Wright, E. P. I. 172. 174. 177. 307. 308. 733.
Wyplel, M. II. 135. 164. 178.

Yendo, K. I. 441. 461.

Zacharias, E. II. 38. 43. 82. 86.
Zacharias, O. II. 206. 207. 219.
Zederbauer, E. II. 7. 23. 247. 264.
Zerlang, O. E. I. 579. 580. 719. 733.
Ziegler, H. E. II. 67. 68. 226. 231.
Zimmermann, A. I. 91. II. 54. 90. 93.
Zopf, W. I. 190. 192. II. 126.
Zukal. I. 70. 91.
Zumstein, H. I. 34. 116. II. 157. 158. 159. 164.

Sachregister.

Ein Stern kennzeichnet den Platz der Figuren; fettgedruckte Ziffern geben den Ort an, an welchem der Gegenstand ausführlicher behandelt wurde.

Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Außenwelt II. 248.
Abroteia I. 596.
Absorptionsspektra der Algenfarbstoffe II. 121.
Acanthometriden II. 368. 369.
Acanthopeltis I. 551. 654. 688.
— japonica I. *553. *654.
Acanthophora I. 613. 664.
— Delislei I. *665.
Acetabularia I. 67. 273. 279. 280. **281.** 282. 283. 284. 285. 286. 287. 288. 302. II. 14. 28. 34. 80. 81. 85. 126. 134. 147. 154. 162. 163. 201. 209. 225. 269. 276.
— crenulata I. *280. 282. II. 176.
— exigua I. *284.
— mediterranea I. 273. *281. *282. *284. 287.
— Moebii I. *280.
Acetabularieae I. 273. **279.** 287.
Acetabuloides (Sect.) I. 281.
Acetabulum (Sect.) I. 281. 287.
Achnanthes I. 39. 110. 131. II. 100.
Achnanthes longipes I. 124.
— subsessilis I. *126.
Achnanthidium I. 131.
Acicularia I. 283. 287.
— Schenckii I. 283.
Acontae I. 51—132. 133. II. 8.
Acroblastae I. 407.
Acroblaste I. 236. II. 14.
Acrochaete I. 222. 224. 226. 229. 231. 232. 233. 236. II. 319.
— parasitica I. 226. II. 212. **319.** *320. 334.
— repens I. 226. *227. II. 308. *309.
Acrochaeteae I. 222. **226.**
Acrosiphonia I. 256. 261. 263. 272.
— vernalis I. *264.
Acrosphaera spinosa II. *368.
Actidesmium I. 29.
Actinia II. 369. 370.
— aurantiaca II. 368.
Actinococcus I. 656. *657. II. *327. 328. 330. 334. 335. 337.
Adenocystis I. 361. **374.** 375. 395. 424. 460. II. 292.

Adventiväste der Fucaceae I. 526.
— der Florideae I. **647.**
Aegagropila I. **258.** 262. 265. 267. 271. 272. 317. II. 247. 262.
— Martensii II. 246.
— Sauteri II. 246. 247. 263. 264.
Äußere Form der Confervaceae I. 21.
Agar-Agarkulturen von Algen II. 387.
Agardhiella I. 578.
— tenera I. *722.
Agareae I. **441.**
Agarum I. 424. 439. **442.** 450. 456. *457. II. 287. 288. 289.
— Turneri I. *442. 460. II. *287.
Aglaozonia I. 399. **401.** *402. 403. 404. 405. 462. *463. 464. 483. 488. 517. II. 204. 257. 267. 272. 273. 302. 303.
— melanoidea I. 403. 404.
— parvula I. 403. 404.
Ahnfeltia I. 554.
— plicata I. *554.
Aiptasia II. 368. 369.
Akinetales I. 348.
Akineten bei Chaetophoraceae I. 234.
— bei Chromulina I. 7.
— bei Cladophoraceae I. 264.
— bei Conferven I. 24.
— bei Hormidium I. 204.
— bei Prasiola I. 210.
— bei Ulothrix I. 201.
— bei Zygnemaceae I. 62.
Akinetospora I. 473. 474. 478.
— pusilla I. 472. 474. *475.
Akinetosporeae I. 348. **473.** II. **21.**
Alaria I. 395. 424. 430. **442.** 443. 445. *447. 451. 452. 456. 458. 460. II. 203. 285. 289.
— esculenta I. 443. 460.
— grandifolia I. 443.
— oblonga I. *443.
Albugo II. 65.
Alchemilla II. 256.
Alcyonidium gelatinosum II. 308.
Algen außerhalb des Wassers II. 352.
— in den Mittellamellen II. 308.
— in der Außenmembran II. 305.
— in Schwämmen II. **370.**
— und Pilze in Symbiose II. 356.
Algenzelle II. **74.**
Alsidium I. 611. 642.
Amansia I. 620. **632.** 633. 634. 636. 662. 664. 665. 708. 729. 730. II. 285.
— glomerata II. 277.
— glomerulata I. *632. 633.
— Kützingioides I. 665.
— multifida I. *632. 633.
Amansieae I. **630.** 665. 678. 707.
Amphimonas II. 6.
Amphiprora I. 97.
Amphiroa I. 560. 562. *563.
Amphora I. *97. 124.
Anabaena II. 157.
Anadyomene I. 255. **259.** 260. 261. 266. 271. 288. II. 14. 28. 94. 286. 293.
Anadyomene flabellata I. *259.
Anatomie der Fucaceae I. 524.
Ancylonema I. 54.
— Nordenskiöldii II. 187.
Anisocladus I. 418.
Anisonema acinus II. 234.
Anodonta II. *317.
Anomalae I. 491. 492. **512.**
Anpassungen II. **276.**
Ansiedelung von Algen im Aquarium II. 388.
Antedon rosea II. 374.
Antelminellia II. 338. 339. 340.
— gigas I. *94. 95. II. *339.
Antennaria II. 256.
Anthea II. 368.
Antheridien bei Chantransia I. 535.
— bei Characeae I. 340.
— bei Dictyota I. 487.
— bei Florideae I. **668.**
— bei Fucaceae I. 521.
— bei Haliseris I. 487.
— bei Oedogoniaceae I. 220.
— bei Padina I. 487.
— bei Taonia I. 487.
— bei Tilopteridaceae I. 474.
Antheridienstände bei Florideae I. 668. 670.
Anthophycus I. 492. **508.** 509.
— longifolius I. *506. 508.
Anthozoen II. 368.
Antithamnion I. **584.** 588. 607. 637. 653. 657. **703.** II. 194. 200. 226. 227. 237. 238. 286.
— cruciatum I. 584. 659. II. *82. 195. 202. 225. 237. 238.
— floccosum I. *583.
— plumula I. *583. 584. 585. 657. *658. 667. *704. II. 202. 217. 237.
Antithetischer Generationswechsel II. 273.
Aphanochaetaceae I. 197. **240.**
Aphanochaete I. 231. *232. 240. 241. 242. 355. II. 12. 13. 72. 73.
— repens I. 231. *240. II. 336.
Aphotische Region II. 193.
Apicalachse I. 95.
Apiocystis I. 134. 145. 165. 167. 168. 169. II. 83. 84.
— Brauniana I. *166. 169.
Apjohnia I. 267. II. 16.
Aplanogameten I. 64.
Aplanosporen I. 172. II. **259.**
— bei Akinetospora pusilla I. 472.
— bei Chaetophoraceae I. 233.
— bei Confervaceae I. 24.
— bei Dictyotaceae I. 485. 487.
— bei Ectocarpus Padinae I. 472.
— — — virescens I. 472.
— bei Halosphaera I. 182.
— bei Phaeosporeae I. 472.
— bei Prasiola I. 210.
— bei Tilopterideae I. 472.
— bei Ulothrix I. 201.
— bei Vaucheria I. 321.

Apogamie bei Bacillariaceae I. 128. 129.
— bei Cymopolia I. 287.
— bei Mesotaeniaceae I. 55.
— bei Spirogyra I. 72.
Arbacia II. 263.
Arbeitsmethoden der Algenforschung II. 376.
Arbeitsstätten II. 376.
Archerina Boltoni II. 367. 375.
Arisarum vulgare II. 325.
Artemia salina II. 234.
Arthonia II. 358.
Arthrochaete I. 226. II. 310.
Arthrocladia I. 357. 358. 361.
— villosa I. *359.
Arthrodesmus I. 77.
Arthrothamnus I. 441. 461.
Ascocyclus I. 353. 356. 377. 384. 401. 465. II. 19. 294. *295. 304.
— balticus II. *296.
— globosus II. 294. *296.
— secundus I. *356.
Ascomycetes II. 17. 18.
Ascophanus carneus II. 15. 23.
Ascophyllum I. 418. 489. 491. 492. 496. *497. 498. 499. 514. 516. *519. 520. 522. 523. 526. II. 47. *48. 51. 52. 56. 119. 168. 170. 210. 245. 266. 279.
— Mackayi I. 498. II. 247.
— nodosum I. *497. 498. II. 22. *169. 233.
— — var. scorpioides I. 491. 498. 523. II. 233. 234. 235.
— scorpioides I. 498.
Asperococceae I. 361. 371.
Asperococcus I. 361. *372. 373. 374. 376. 395. 462. 517. II. 20. 141. 142. 150. 292.
— bullosus I. 373. 395. 462. II. *292.
— compressus I. 373. 396. 462.
— scaber I. 373. 462.
Assimilate II. 147.
— stickstoffreie II. 147.
Assimilation des Kohlenstoffes II. 144.
Assimilatoren I. 366. 368. 371. ff.
Astasia ocellata II. 162.
Astasien I. 34.
Asterionella I. 114. II. 206.
— gracillima I. 132. II. *346. 347. 351.
Atmung II. 143.
— intramolekulare II. 143.
Atmungspigmente II. 146.
Atractophora I. 580. 718. 720.
Attheia I. 130.
Aufbau der vegetativen Organe der Florideae I. 538.
Augenfleck II. 24.
Aurainvillea I. *292. 293. 294. 296. 302. II. 15. 166. *278.
Austrocknungsfähigkeit der Bacillariaceae I. 92.
— der Diatomeae I. 92.
— der Landalgen II. 352.
Auxiliarzelle I. 688.
Auxosporenbildung bei Achnanthes I. 126.
— bei Bacillariaceae I. 122.
Auxosporenbildung bei Cocconeis I. 125.
— bei Melosira I. 128.
— bei Rhabdonema I. 127.
— bei Rhopalodia gibba I. 124.
— bei Surirella I. 124.
— bei Synedra I. 126.
Axillaria I. 491. 492. 499.
Azotobacter II. 164.
Azygosporen der Zygnemaceae I. 71.

Bacillaria paradoxa I. *111. 112. 128.
Bacillariaceae I. 91. II. 4. 120. 125. 217.
Bacteriastrum I. 130. II. 346.
— varians I. *95.
Bänder unter den Planktonten II. 342.
Balanophora II. 257.
— globosa II. 257. 263.
Balbiania I. 649. II. 175. 309. 334.
— investiens II. 308. 337.
Ballia I. 584. 588. 703.
— callitricha I. 730. II. 84.
Bambusina I. 74. 78. 81.
— Brebissonii I. *72. *76. 77.
Bangia I. 529. 530. 531. 532. II. 12. 17. 168. 179. 186. 212. 282. 354.
— atropurpurea I. 529. *531. II. 175.
— fusco-purpurea I. 534. II. 118. 125. 218.
— pumila I. 529. 530. 534.
Bangiaceae I. 302. 309. 529. 532. II. 4. 12. 13. 17. 113. 119. 124. 355.
Bangiales I. 529—534. 535. II. 12. 17. 104. 118. 119.
Bangiopsis I. 533.
Basidiobolus ranarum II. 263.
Basidiolichenen II. 358.
Bastardbildung bei Spirogyren I. 72.
— bei Fucaceae I. 523.
Batrachospermoide Formen. I. 569.
Batrachospermum I. 226. 537. 538. 573. 575. 580. 587. 588. 603. 609. 638. 640. 641. 642. 644. 647. 649. 651. 668. *669. 670. 678. *679. 680. *681. 682. 683. *684. 685. 687. 730. 732. 733. II. 41. 72. 78. 85. 105. 119. *123. 124. 138. 146. 155. 175. 187. 198. 205. 213. 266. 267. 272. 277. 279. 302. 308. *309. 334.
— Bruzienae I. *639.
— Craibussoniense I. *574.
— ectocarpum I. *639.
— moniliforme I. *574. 639.
— sporulans I. 651.
— vagum I. *574. 639. 651.
Battersia I. 409. 422. II. 21. 302.
— mirabilis II. *303. 408. *463.
Bau. Acanthopeltis I. 551.
— Acetabularia I. 281.
— Acrochaeteae I. 226.
— Aegagropila I. 258.
— Agarum I. 442.
— Alaria I. 442.
— Alsidium I. 611.

Bau, Amansia I. 632.
— Amansieae I. 630.
— Anadyomene I. 259.
— Anthophycus I. 508.
— Antithamnion I. 584.
— Aphanochaete I. 240.
— Apiocystis I. 166.
— Arthrocladia I. 357.
— Ascophyllum I. 496.
— Asperococcus I. 373.
— Aurainvillea I. 293.
— Bangiaceae I. 529.
— Batrachospermum I. 573.
— Battersia I. 409.
— Bifurcaria I. 502.
— Bonnemaisonia I. 586.
— Bornetella I. 278.
— Bostrychia I. 619.
— Botrydium I. 25.
— Botryophora I. 277.
— Brogniartella I. 607.
— Bryopsidaceae I. 303.
— Callithamnion I. 582.
— Caloglossa I. 593.
— Calosiphonia I. 569.
— Castagnea I. 377.
— Caulerpaceae I. 313.
— Ceramium I. 588.
— Ceratium I. 38.
— Chaetangieae I. 556.
— Chaetopeltideae I. 229.
— Chaetophora I. 226.
— Chaararles I. 328.
— Chlamydomonadaceae I. 139.
— Chloramoeba I. 18.
— Chlorococcum I. 171.
— Chlorosaccus I. 19.
— Chlorothecium I. 27.
— Chondrieae I. 612.
— Chorda filum I. 369.
— Chordaria I. 389.
— Choristocarpus I. 478.
— Chroolepidaceae I. 249.
— Chrysosphaerella I. 10.
— Chrysymenia I. 550.
— Chylocladia kaliformis I. 564.
— Chylocladieae I. 564.
— Cladophora I. 256.
— Cladostephus I. 420.
— Claudea I. 595.
— Cliftonaea I. 628.
— Codium I. 297.
— Coleochaetaceae I. 242.
— Constantinea I. 552.
— Contarinia I. 508.
— Corallina I. 562.
— Corallinaceae I. 559.
— Crouania I. 569.
— Cryptomonaden I. 31. 32.
— Cutleria I. 399.
— Cyanomonas I. 30.
— Cylindrocapsa I. 211.
— Cylindrocarpus I. 380.
— Cymopolia I. 276.
Bau, Cystophora I. 506.
— Cystophyllum I. 506.
— Cystosira I. 504.
— Dasya I. 615. 617.
— Dasycladus I. 274.
— Dasyeae I. 615.
— Dasyopsis I. 615. 617.
— Delamarea I. 367.
— Delesseria I. 593.
— Delesseriaceae I. 591.
— Desmarestia I. 357.
— Desmotrichum I. 362.
— Dictyoneuron I. 430.
— Dictyosiphon I. 367.
Dictyota I. 482.
— Dictyurus I. 617.
Dinophyseen I. 40.
Dipterosiphonia I. 622.
— Draparnaldia I. 224.
— Dudresnaya I. 572.
Dumontia I. 573.
— Durvillaea I. 514.
— Ectocarpeae I. 353.
— Egregia I. 443.
— Elachistea I. 386.
— Endodermeae I. 227.
Enteromorpha I. 206.
— Eudorina I. 152.
— Euglenaceae I. 33.
Euzoniella I. 627.
— Florideae I. 538.
— Fucaceae I. 524.
Fucus I. 492.
— Furcellaria I. 544.
Gelidiaceae I. 577.
— Giraudia I. 387.
— Gigartinaceae I. 578.
— Gigartineae I. 546.
Glocosiphonia I. 569.
— Gobia I. 367.
— Goniodoma I. 37.
— Gonium I. 150.
— Griffithia I. 588.
— Gymnodiniaceae I. 35. 36.
Halicoryne I. 279.
— Halidrys I. 500.
— Halimeda I. 296.
Haliseris I. 484.
Halodictyon mirabile I. 619.
— Halopithys I. 631.
— Halopteris I. 416.
— Halorrhiza I. 389.
Halosphaera I. 181.
Halothrix I. 386.
— Herposiphonia I. 622.
— Herposiphonieae I. 622.
— Heterocladia I. 611.
— Heterosiphonia I. 615. 617.
— Himanthalia I. 512.
— Hormidium I. 204.
— Hormosira I. 512.
Hydrodictyon I. 192.
— Hydrurus I. 9.
— Laminaria I. 425. 446. 449.

Bau, Laminariaceae (anatomischer) I. 445.
— Landsburgia I. 504.
— Laurencieae I. 613.
— Leathesia I. 381.
— Lemanea I. 575.
— Lenormandia I. 636.
— Leptonema I. 384.
— Lessonia I. 430.
— Letterstedtia I. 206.
— Leveillea I. 629.
— Liagora I. 555.
— Lithophyllum I. 560.
— Lithothamnion I. 560.
— Lophothalia I. 607.
— Lophurella I. 611.
— Macrocystis I. 436. 446.
— Melobesia I. 560.
— Microdictyon I. 260.
— Mischococcus I. 28.
— Monostroma I. 206.
— Myrionema I. 382.
— Myriotrichia I. 373.
— Nemalieae I. 539.
— Nemastomeae I. 539.
— Neomeris I. 275.
— Nereia I. 393.
— Nereocystis I. 435.
— Neurymenia I. 634.
— Nitophylleae I. 506.
— Notheia I. 513.
— Odonthalia I. 611.
— Ophiocytium I. 22.
— Ornithocercus I. 40.
— Padina Pavonia I. 483.
— Pandorina I. 153.
— Pediastrum I. 192.
— Pelagophycus I. 434.
— Penicillus I. 294.
— Peridiniaceae I. 36.
— Peyssonnelia I. 558.
— Phaeococcus I. 14.
— Phaeocystis I. 13.
— Phalacroma I. 40.
— Phloeocaulon I. 419.
— Phyllaria I. 429.
— Phyllospora I. 499.
— Placophora I. 624.
— Platydorina I. 151.
— Plocamium I. 597.
— Plumaria I. 582.
— Pogotrichum I. 364.
— Pollexfenia I. 624.
— Polyblepharis I. 135.
— Polyides I. 544.
— Polyphysa I. 279.
— Polysiphonia I. 600. 607.
— Polysiphonieae I. 600.
— Polyzonia I. 628.
— Polyzonieae I. 627.
— Postelsia I. 434.
— Prasiolaceae I. 209.
— Prorocentricae I. 40. 41.
— Protosiphon I. 177.
— Pseudocodium I. 297.
Bau, Pterosiphonia I. 620. 624.
— Pterosiphonieae I. 620.
— Ptilopogon I. 419.
— Ptilota I. 585.
— Punctaria I. 362.
— Pycnophycus I. 502.
— Pyramimonas I. 135.
— Ralfsia I. 383.
— Rhodomela I. 611.
— Rhodomonas I. 32.
— Rhodophyllideae I. 549.
— Rytiphloea I. 631. 634.
— Saccorrhiza I. 430.
— Sarcomenia I. 595.
— Sargassum I. 509.
— Schwärmer II. 24.
— Scinaia I. 556.
— Scytosiphon I. 366.
— Seirococcus I. 498.
— Siphonocladus I. 267.
— Spermatochnus I. 387.
— Sphacelaria I. 409.
— Sphacella I. 408.
— Splachnidium I. 376.
— Spondylomorum I. 148.
— Sporochnus I. 391.
— Spyridia I. 591.
— Squamariaceae I. 557.
— Stephanosphaera I. 149.
— Stictyosiphon I. 364.
— Stigeoclonium I. 224.
— Stilophora I. 389.
— Strepsithalia I. 379.
— Striaria I. 373.
— Struvea I. 267.
— Stypocaulon I. 418.
— Taonia I. 483.
— Thalassiophyllum I. 440.
— Thorea I. 568.
— Thuretella I. 569.
— Thuretia I. 617.
— Tilopteridaceae I. 473.
— Triploporella I. 277.
— Tuomeya I. 575.
— Turbinaria I. 509.
— Udotea I. 294.
— Ulothrix I. 198.
— Ulva I. 206.
— Valoniaceae I. 269.
— Vaucheriaceae I. 318.
— Vidalia I. 634.
— Volvox I. 153.
— Volvoxkugeln I. 156.
— Wrangelieae I. 579.
— Zanardinia I. 396.
— Zooxanthella I. 31.
Baumform II. 276.
Bedingungen für Aplanosporenbildung II. 259.
— für Auftreten von Parthenogenesis II. 255.
— für Fadenzerfall II. 259.
— für Fortpflanzung von Vaucheria I. 326.
— für Gametenbildung II. 249.

Bedingungen für Kopulation bei den Zygnemaceae I. 70.
— für Palmellenbildung II. 260.
— für Zoosporenbildung II. 249.
Beeinflussung der Vegetationsorgane durch die Außenwelt II. 231.
Befruchtung II. 58.
— mehrkerniger Eier II. 65.
— Verhalten der Chromatophoren II. 66.
— Bangiaceae I. 532.
— Characeae I. 344.
— Chlamydomonas II. 62.
— Cutleria I. 469.
— Dictyotaceae I. 487.
— Ectocarpus globifer I. 468.
— — secundus I. 468.
— — siliculosus I. 466.
— Florideae I. 678. 680.
— Fucaceae I. 523.
— Fucus II. 63.
— Giffordia secunda I. 468.
— Oedogoniaceae I. 221.
— Phaeosporeae I. 466.
— Vaucheria II. 64.
— Volvox I. 161.
Bellotia I. 391. 394.
Benthos, Vegetationsperioden II. 201.
Berindung der Characeae I. 331.
— der Sphacelarieae I. 412.
Berührungsreize II. 228.
Beschleunigung des Wachstums durch verdünnte Lösungen von Giften II. 231.
Bewegung der Bacillariaceae I. 111.
— der Desmidiaceae I. 78.
— der Dinoflagellaten I. 44.
— der Schwärmer II. 26.
— der Zygnemaceae I. 63.
Biddulphia I. 96.
— pulchella I. *94.
Bifurcaria I. 492. *502. 522. 525. II. 276.
— tuberculata I. *502.
Bindera I. 550.
— splachnoides I. *551.
Binuclearia I. 203. 204.
Biologische Anstalt Helgoland II. 376.
— Station Plön II. 377.
Blastophysa I. 179. II. 94. *310.
— arrhiza I. 180.
— polymorpha I. 180.
— Rhizopus I. 179. 180. II. 94. 311.
Blattformen II. 285.
Blaue Diatomee I. 117.
Blepharocysta I. 43.
Blepharoplast II. 42.
Bojentypus II. 290.
Bolbocoleon I. 222. 224. 226. 231. II. 308. *309.
Bonnemaisonia I. 586. 649. 703. II. 200.
asparagoides I. 586. 649. II. 138.
Bonnemaisoniaceae I. 586.
Boodlea I. *260. 267. 272. 617. II. 14. 285. 301. 370.
Bornetella I. 273. 278. *279. 283. 286. 287. II. 80.
Bornetelleae I. 273. 277. 279.
Bornetia I. 706. II. 82. 83. 243.
— secundiflora II. *82.
Bostrychia I. 603. 619. *645. 662. 664. 678. II. 175. 198. 354.
— calliptera I. *620. *663.
— Harveyi I. *646.
— Hookeri I. *645. *663.
— Montagnei I. 663.
— Moritziana I. 537. *645. 646. II. 175.
— radicans I. 609. *620. *645. 646.
— tenella I. *677.
— vaga I. *620. II. 354.
Bostrychieae I. 619. 710.
Botrydiaceae I. 18. 25.
Botrydiopsis I. 18. *21. 23. 24.
arrhiza I. 23.
Botrydium I. 18. 25. 27. 266. 287. II. 6. 11. 26. 28. 90. *95. 112. 209. 224. 354.
— granulatum I. 25. *26. 27. 177. 180. 319.
— Wallrothii I. *26. 27.
Botryococcus I. 168. II. 265. 345.
— terrestris I. 168.
Botryophora I. 273. *277. 278. 286.
Boueïna I. 301. 302.
Brachiomonas I. 139.
Bradypus II. *318.
Branchipus stagnalis II. 234.
Brebissonia I. 114.
— Boeckii I. 110.
Brogniartella I. 607. 608. 609. 611. 617. 678. II. 277.
— byssoides I. *606.
— spinosissima I. *606. 607.
Brutknospen I. 666.
— Monospora I. 666.
— Sphacelarieae I. 414.
Brutzellen I. 666.
— von Seirospora I. 666.
Bryocladia I. 642.
Bryopsidaceae I. 291. 303.
Bryopsideae I. 326. II. 16. 279.
Bryopsis I. 26. 67. 146. 270. 291. *303. 304. 306. 307. 308. 309. 682. II. 13. 15. 16. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 32. 33. 38. 44. 53. 58. 59. 66. 69. 71. 82. 88. 95. 105. 111. 112. 113. 116. 119. 126. 128. 137. 146. 147. 154. 162. 197. 199. 201. 209. 222. 225. 231. 235. 236. 240. 241. 242. 246. 263. 269. 277. 279. 315.
— abietina II. *277.
— cupressoides I. *304. *305. 306. II. 195.
— disticha II. 119.
— Halymeniae I. 306.
— muscosa II. 168.
— myura I. 306.
— Penicillum I. 306.
— plumosa I. 305. 306. 308. II. *87. 263.
— pulvinata I. 306.
Bryothamnion I. 610.
— triangulare I. *610.

Bryozoen II. 368.
Bulbochaete I. 212. 214. 215. 216. 217. 218. 220. 221. 222. II. 46. 83. 176.
— gigantea I. *219.
— setigera I. *215.
Bumilleria I. 18. 21. 22. 23. 24. 25. 26. II. 95. 249. 250. 251. 253.
— exilis II. *95.
Byssus purpurea II. 354. 356.

Calathea II. 321.
Calliblepharis I. 721.
Callithamnieae I. 361.
Callithamnion I. **582.** 603. 620. 637. 638. 649. 653. 657. 675. **701.** 706. 711. 712. II. 14. 66. 72. **82.** 83. 89. 107. 146. 150. 194. 197. 236. 248. 270. 277. 279. 301. 371.
— corymbosum I. *581. 582. *638. 649. *652. *674. 675. ***700.** ***701.** II. 66. 89. 202. 237. 238.
— elegans I. *582. II. 193. 195.
— roseum I. *669.
— tetragonum I. 649.
— thujoides II. *82.
Callophyllis I. 546. 730.
— bacciniata I. 733.
— variegata I. *548.
Callus I. 453.
Callymenia I. 546.
— reniformis I. *547.
Caloglossa I. 593. 594. 646. 659. 661. 675. II. 176.
— amboinensis I. 594. 731. II. 175.
— Beccarii II. 175.
— Leprieurii I. *592. *593. 594. *660. 730. II. 175. 214. 219.
— ogasawaraensis II. 175.
— zanzibarensis II. 175.
Calosiphonia I. **569.** 575. 649. 678. *679. 688. 693.
— Finisterrae I. *570.
Calothrix I. 91.
Carex II. 324.
Carpoblepharis I. 588. 732.
Carpoglossum I. 492. 501.
Carpomitra I. 377. 391. 394. II. 20.
Carpophyllum II. 319.
Carteria I. 134. 138. 141. 142. 144. 146. 149. 164. 165. II. 9. 127. 207.
— multifilis I. *140.
Cassiopeia II. 369.
Castagnea I. **377.** 379. 391. 394. 396. 404. II. 78. 284.
— virescens I. 377. *378. 379.
Catenella I. 578.
— Opuntia I. 731. II. 355.
Caulacanthus I. 577. **688.**
— ustulatus I. *578. *687.
Caulerpa I. 309. *310. 311. 312. 313. *314. 315. 316. 317. II. 15. 16. 23. 79. 81. 82. 88. 126. 141. 166. 173. 201. 225. 227. 241. 242. 245. 246. 277. 282. 287. 385. 386. 388.
Caulerpa cactoides I. 311.
— Cotyledon I. 311.
— cupressoides I. 311.
— fastigiata I. *310. 311. 315. II. 16.
— hypnoides I. *310. 311. 316. II. 15.
— ligulata II. 16.
— Lycopodium I. 311.
— macrodisca I. 309. *310. 311.
— obscura I. *310. 311.
— peltata I. 309.
— prolifera I. 309. *310. 311. 312. 316. 317. II. 92. 216. 230. 238. 262. 263. 264. 287. 395. 396.
— sedoides I. 311.
— Selago I. 311.
— taxifolia I. 311.
— verticillata I. 311.
Caulerpaceae I. 291. **309.**
Centricae (Bacillariaceae) I. 94. **95.**
Centrosomen I. 177. 118. 407. II. **91.**
— bei Dictyotaceae I. 485.
Cephaleuros I. 247. 249. *250. 252. 253. II. 296. 298. 300. 302. 303. 322. 355. 357. 358. 361.
— Coffeae I. 250. II. 322. 337.
— laevis I. *250. II. 300.
— minimus I. *250. II. *321.
— mycoidea I. *250. *251. II. 322.
— parasiticus I. 250. II. 321.
— solutus II. 300.
Ceramiaceae I. 539. 569. **581.** 638. 643. 645. 647. 649. 653. **657.** 666. 675. **700.** 706. 716. 718. 723. 729. 730. 732. II. 14. 70. 110. 246.
Ceramiales I. 683. **700.**
Ceramio-Rhodomeleae I. 642. 716.
Ceramium I. 534. 580. **588.** ***589.** 591. 601. 611. 620. 637. 638. 645. *658. 667. 675. 679. **703.** 715. II. *104. 107. 119. 137. 177. 197. 201. 246. 277. 279. 388.
— clavulatum I. *589.
— Delongchampsii I. *589.
— rubrum I. *638. 659. II. 194.
— tenuissimum I. *704. II. 148. 149.
Cerasterias I. 165.
Ceratium I. **38.** 40. 43. *47. 49. II. 342. 346. *348.
— cornutum I. 50.
— hirundinella I. 50. II. 7. 23. 206. 208.
— macroceras I. *38.
— tripos I. *38. **39.**
Ceratocolax II. 328.
Ceratodictyon II. 372.
— spongioides II. *371.
Ceratophyllum II. 194.
Cetraria II. 361.
Chaetangiaceae I. 539. **556.** **687.** 693. 718.
Chaetoceras I. 94. *96. 102. 117. 119. 128. 130. 132. II. 187. 210. *344. 345. 346. 350. 351. 383.
— curvisetus II. 206.
— secundum II. *343. 346.
Chaetomorpha I. 228. 229. 255. 256. 261. 262. 264. 266. 272. II. 14. 27. 28. 32.

38. 74. 83. 126. 137. 178. 181. 182. 298. 306. 310.
Chaetomorpha aerea I. *263.
Chaetopeltideen I. 222. **229.**
Chaetomorpha Henningsii I. 272.
— Linum II. 178.
Chaetonema I. 222. 231. 235. 240.
— irregulare I. 226. 235. II. 308. *309.
Chaetonemeae I. 226.
Chaetopeltis I. 222. 229. 231. 232. 235. II. 355.
— minor I. 233.
Chaetophora I. 197. 222. 224. 226. 230. 231. 233. 236. 241. 242. 243. II. 34. 73. 78. 79. 107. 259. 271. 299. 308.
— elegans I. *223. 226. II. 293.
— endiviaefolia I. 226. II. 284.
— pisiformis I. 226. 234. 242. II. 293.
— radians II. 293.
Chaetophoraceae I. 197. **222. 236.** 240. 241. 243. 250. 253. II. 14. 77. 93.
Chaetophoraceenreihe I. 197. **222.**
Chaetophoreae I. 166. 180. 222. **224.** 226. 232. 353. 355. 356. 530. II. 14. 29. 72. 74. 78. 106. 176. 261. 266. 267. 296. 302. 307. 310. 316. 335. 336. 355. 371.
Chaetophoreenreihe II. **13.**
Chaetoplancton II. 345.
Chaetopteris I. 412. 414. 416.
— plumosa I. 409. *413. II. 203. 302.
Chaetopterus II. 263.
Chaetosiphon II. *314. *315. 316. 326.
Chaetosphaeridium I. 227. 232.
— globosum I. 232.
— Pringsheimii I. 235.
Chamasia I. 273.
Chalmaedoris I. 269. II. 14. 74. 278.
— annulata I. 267.
Chamaethamnion II. *304.
Champia I. **564.** 565. 726. 727. 728. 729. 730. 731.
— parvula I. *565. 730.
Chantransia I. **535.** 537. 568. 638. 639. 640. 642. 643. 649. 650. 684. 685. 730. 732. II. 72. 85. 105. 175. 272. 317.
— corymbifera I. *536.
— efflorescens I. 731.
— endozoica II. 308. 335.
— investiens II. 308.
— secundata I. *650.
Chara I. 105. 327. 328. *330. 331. 332. 333. *334. 335. 338. 339. 340. 342. 344. 345. 346. II. 38. 39. **42.** 43. 58. 66. 70. 82. 88. 89. 90. 91. 92. 106. 107. 115. 134. 177. 188. 194. 205. 226. 227. 230. 236. 257. 258. 263. 273. 277. 279.
— aspera I. *330. *336. 337.
— baltica I. 335. *336. 338.
— crinita I. 333. 345. II. 255. 257. 258.
— foetida I. 347. II. 86. 92.
— fragifera I. *329. 338.
— fragilis I. *332. 339. 347. II. 92.
— hispida I. 333.
— stelligera I. 335. *336. 337.
Characeae I. **328.** II. 37. 38. **42.** 43. 57. 79. 80. 88. 89. 92. 143. 166. 209. 245. 246. 263. 270. 385.
Characiopsis I. 27. **28.**
Characium I. 170. **175.** 177.
— Sieboldi I. *175.
Charales I. **328.** II. 147.
Chemische Agentien als formative Reize II. 231.
Chemotaxis II. **227.**
Chilomonas I. 30. 32. II. 366.
— Paramaecium I. *32.
Chilonema I. 356.
Chiracantha I. *610.
Chlamydoblepharis I. 134. 139. 140. 141. 144. II. 9.
Chlamydomonadaceae I. 134. 135. **138.** 147. 148. 153. 159. 164. 167. 168. 238. II. 183. 187. 200. 229. 255. 260. 261. 267.
Chlamydomonadineae II. 8. 9. 10. 11. 13.
Chlamydomonas I. 128. 134. 135. 138. 139. 141. 142. 143. 144. 148. 158. 164. 165. 166. 168. II. 7. 9. 10. 19. 25. 26. 63. 72. 83. 106. 112. 113. 115. 130. 133. 178. 227. 229. 230. 252. 256. 258. 260. 261. 262. 267.
— angulosa I. *142.
— apiocystiformis I. 145.
— asterosperma II. 187.
— Braunii I. 141. *145. 164. II. *62.
— gigantea I. 142. 146.
— gloeocystiformis I. 145.
— grandis I. 139. *140. 143. 146. 165.
— intermedia I. 145.
— Kleinii I. 139. 145. 165. 168.
— longistigma I. 139. *142. 143. 146.
— marina II. 178.
— media I. 143. *146. 147.
— Mikroplankton I. 135. 136.
— nivalis II. 187.
— obtusa II. 227.
— pulvisculus I. 165. II. 226. 227. 229.
— Reinhardi I. 143. 146. 164. II. *24.
— reticulata I. 153.
— stellata II. 112. 126.
— tingens I. 146. II. 161. 215. 221. 227. 230. 262.
Chloramoeba I. 4. **18.** 19. 20. II. 4. 6. 18.
— heteromorpha I. *19.
Chlorangium I. 139.
Chlorella I. **183.** 184. 186. 189. 190. 237. II. 11. 136. 144. 155. 156. 157. 207. 266. 335. 352. 364. 365. 366. 367. 368.3 86.
— conductrix II. 364.
— conglomerata I. *183.
— miniata I. *183.
— protothecoides II. 156. 158.
— regularis I. *184.
— variegata II. 335.
— vulgaris I. 191. II. 161. 257. 364.
Chlorochytrium I. 170. **173.** 174. 175. 176. 177. 184. II. 10. 58. 313. 322. 324. 336.
— Cohnii I. 174. 177.

Chlorochytrium inclusum II. 313.
— Knyanum I. 174.
— Lemnae I. *173. 174. II. 313.
Chlorococcum I. 169. 170. 171. 172. 173. 174. 184. II. 10. 11. 265.
— humicola II. 360.
— infusionum I. 171.
Chlorocystis I. 170. 174. II. 332.
— Cohnii I. 177.
— Sarcophyci I. 174. 177. II. 332. 337.
Chlorodendraceae I. 134. 136.
Chlorodendron I. 12. 28. 134. 136. 227. II. 9. 10. 280.
— subsalsum I. 136. *137. II. *281.
Chlorodesmis I. 293.
Chlorodictyon I. 309.
— foliosum I. 316.
Chlorogonium I. 139. 140. 143. 144.
— euchlorum II. 353.
Chloromonadaceae I. 18. 146.
Chloromonadineae II. 6. 9.
Chloromonas I. 139. 142. 175. II. 113.
— reticulata I. 139. *140.
Chlorophyceae I. 90. 133—347. 537. II. 6. 19. 23. 24. 26. 32. 34. 37. 66. 84. 89. 100. 101. 113. 117. 125. 127. 133. *145. 147. 175. 177. 197. 196. 213. 218. 262. 284. 370. 386. 390.
Chorophyll II. 117. 119.
Chlorophyllin I. 45.
Chloroplasten II. 93.
Chlorosaccus I. 18. 19. 20. 29. 167. II. 6. 9.
— fluidus I. *19.
Chlorosphaera I. 169. 170. 172. 175. II. 10. 11. 155.
— consociata I. 172.
— limicola I. *171. II. 143. 157.
Chlorosporeae I. 169.
Chlorotheca II. 156. 335.
Chlorotheciaceae I. 18. 27. II. 6.
Chlorothecium I. 18. 27. 28. II. 136. 143.
— Pirottae I. *28.
— saccharophilum II. 143. 156. 163.
Chlorotylium I. 237.
Chnoospora I. 374. 375. 517. II. 277.
— fastigiata I. 394.
Chodatella Echidna I. 187.
Chondria I. 599. 603. 613. 638. 662. 664. 677. 712. 713.
— crassicaulis I. 667. 732.
— dasyphylla I. 613. *677.
— obtusa I. 733.
— tenuissima I. 612. *613. *638. *707.
Chondrieae I. 612. 613. 637.
Chondriopsis II. 150. 199. 310.
Chondrococcus I. 578.
Chondrus I. 546. 548. 657. 718. II. 119. 276. 361.
— crispus I. 546. *549. II. 138.
Chorda I. 226. 361. 368. 369. 371. 423. 424. 454. 458. 459. 543. II. 20. 107. 182. 312.
— Filum I. 368. 370. 371. *463. II. 202. 283. 312.
Chorda tomentosa I. 371. II. 2 2.
Chordaria I. 377. 387. 389. 391. 514. II. 231.
— divaricata I. *390.
— flagelliformis I. *390.
Chordarieae I. 367. 377. 387. II. 21.
Chordeae I. 368.
Choreocolax II. 328.
— albus II. 336.
— Polysiphoniae II. 337.
Choristocarpaceae I. 473. 478. II. 21.
Choristocarpus I. 377. 379. 464. 473. 478. 479.
— tenellus I. *478. 479.
Chromatophoren II. 93.
— als Artmerkmal II. 105.
— Bacillariaceae I. 116.
— Blastophysa II. 94.
— Botrydium II. 95.
— Bumilleria II. 95.
— Cladophora II. 93.
— Conjugaten II. 95.
— Diatomeae II. 99.
— Dinoflagellata I. 45.
— Draparnaldia II. 93.
— Farbstoffe II. 117.
— — der Dinoflagellaten I. 45.
— Florideae II. 103.
— Form II. 93.
— Phaeophyceae II. 101.
— Struktur II. 115.
— Teilungen II. 107.
— Ulva II. 93.
— Umwandlungen II. 107.
— Vermehrung II. 93.
Chromophyton II. 4.
— Rosanoffii I. 7. 17.
Chromopyxis bipes I. 17.
Chromosomenreduktion II. 56.
Chromulina I. 5. 6. 7. 11. 17. II. 18.
— mucicola I. 7. 19. 145. 167. II. 6.
— nebulosa I. 7. 8.
— ovalis I. *6. 7.
— Rosanoffii I. *6. 7.
— Woroniniana I. *6. 7.
Chromulinaceae I. 5. 6. 8. 9.
Chroococcus II. 358.
Chroolepidaceae I. 197. 223. 239. 247.
Chroolepideae I. 140. II. 14. 18. 83. 117. 146. 200. 255. 320. 321. 322. 335. 336. 337. 355. 357.
Chroolepus I. 236. 247. 254. II. 117. 146. 356. 358.
— amboinensis I. 249.
— umbrinus I. 249. *251. II. 358.
— uncinatus I. *251.
Chrysamoeba I. 6. 18. II. 18.
— radians I. 5. *6.
Chrysococcus I. 9.
— rufescens I. *6.
Chrysomonadaceae I. 11. II. 120.
Chrysomonadineae I. 4. 5—17. 16. II. 6. 9. 18. 164.

Chrysomonadineae (Anhang) **I.** 12.
Chrysopyxis **I.** 7. 9.
Chrysosphaerella **II.** 346.
— longispina **I.** *10. **II.** *349.
Chrysymenia **I.** 550. 551. **II.** 194.
— microphysa **I.** 551. *552. **II.** 292.
— uvaria **I.** 550. 551. *552. 554. *653.
— **II.** 292.
Chylocladia **I.** 564. 566. 567. 642. 726. *728. 729. 730. 731. 733. **II.** 32. 89. 199. 239.
— kaliformis **I.** *564. *565. *643. 649. *727. **II.** 199.
— ovalis **I.** 564.
— parvula **II.** 194.
Chylocladieae **I.** 564—566. 726.
Chytridiaceae **II.** 336.
Ciliaten **II.** 368.
Cilien **II.** 25.
Cilioflagellata **I.** 50. **II.** 351.
Cladonia furcata **II.** 359.
Cladophora **I.** 61. 92. 193. 216. 227. 228. 230. 240. 248. 255. 256. *257. 258. 259. 260. 261. *262. 264. 265. 266. 267. 268. 271. 272. 288. *293. 353. 354. 534. 582. 588. 641. **II.** 13. 14. 15. *24. 25. 26. 27. 28. 29. *31. 32. 33. 34. 40. 41. 43. 58. 69. 71. 74. 75. 79. 83. 94. 95. 111. 112. 114. 127. 129. 135. 137. 155. 168. 175. 177. 182. 183. 188. 195. 201. 210. 227. 229. 242. 244. 246. 247. 262. 277. 278. 279. 301. 306. 307. 308. 310. 334. 335. 357.
— arcta **I.** 266. **II.** *94.
— cornea **II.** 247. 264.
— fracta **I.** 256. 263. 264.
— glomerata **I.** *262. 263. *264. 266. *292.
— gossypina **I.** 256.
— hamosa **I.** *257.
— lanosa **I.** 264.
— ophiophila **II.** 334.
— pellucida **II.** 305. *307.
— prolifera **I.** 256.
— pygmaea **I.** 262.
— rupestris **I.** *257. *264.
— sericea **I.** 266.
— spongophila **II.** 375.
Cladophoraceae **I.** 255. 271.
Cladophoreae **I.** 180. 192. **II.** 14. 15. 34. 176. 316.
Cladostepheae **I.** 407. 420.
Cladostephus **I.** 407. 420. 422. 588. **II.** 21. 289.
— spongiosus **II.** 202. 203.
— verticillatus **I.** *421.
Cladothele **I.** 366. 395.
Clathrus cancellatus **I.** 374.
Claudea **I.** 595. **II.** 286. 288.
— elegans **I.** *595. **II.** *288.
Cliftonaea **I.** 604. *628. 630. 631. 662. 665. 709. **II.** 293.
— Lamourouxii **I.** *628. 629.
— pectinata **I.** *628. *709.
Climacosphenia moniligera **I.** *103.
Closterium **I.** 73. 75. *76. 78. *81. 82. 84. *85. 86. *87. 89. 90.
Closterium **I.** 111. **II.** 8. 53. *54. 75. 88. 96. 108. 110. 223.
— acerosum **I.** 79. **II.** 227.
— Ehrenbergii **I.** 86.
— lineatum **I.** *85. 86. 88.
— Lunula **I.** 84. *85. 86. 88. **II.** 92. 93. 97.
— moniliferum **I.** *73. 79. *80. **II.** *97. *108. 223.
— parvulum **I.** *83. 84. 85. 86.
— rostratum **I.** *83. 84.
— turgidum **I.** *80.
Coccolithophoridae **I.** 9. 10. 16.
Cocconeïs **I.** 99. 110. 126. 129. 130. 131. **II.** 54. 83.
— Placentula **I.** *125.
Coccophora **I.** 492. 508.
— Langsdorffii **I.** 528.
Codiaceae **I.** 291. 317. 326. 732. **II.** 15. 16. 263.
Codiolum **I.** 170. 174. 175. **II.** 10. 313. 336.
— gregarium **I.** *175. 176.
— Petrocelidis **I.** *175.
— polyrrhizum **II.** 336.
Codiophyllum decipiens **II.** 373.
Codium **I.** *262. 291. *292. 297. 298. 299. 300. 301. 302. 306. 307. 317. 323. 544. 568. *625. 669. 682. **II.** 15. 16. 24. 26. 28. 29. 30. 32. 33. 34. 36. 44. 53. 58. 59. 69. 71. 90. 113. 127. 137. 154. 180. 198. 201. 209. 225. 239. 241. 269. 271. 301.
— adhaerens **I.** 297. **II.** 195.
— Bursa **I.** 297. 300. **II.** *35. 36. 248. 293. 299.
— elongatum **I.** 297. **II.** *35. 36. 59. 185. 284.
— tomentosum **I.** *297. 298. *299. 302. **II.** 181. 195. 284.
Coelastrum **I.** 184. 188. 189. 196. **II.** 11. 77. 345.
— proboscideum **I.** *183. *188. **II.** *345.
— reticulatum **I.** *188. 189. **II.** 345.
Coelenteraten **II.** 368. 374.
Coelocladia **I.** 366. 367.
Coeloclonium **I.** 613.
— opuntioides **I.** 612.
Coelodesme **I.** 368.
— californica **II.** 336.
Coelosphaerium **II.** 206.
Coenogonium **II.** 356. 357. 374.
— confervoides **II.** *357.
Coffea arabica **II.** 322.
— liberica **II.** 322.
Colacium **I.** 139.
— arbuscula **I.** 138.
— calvum **I.** 138.
Coleochaetaceae **I.** 197. 241. 250. **II.** 270. 298.
Coleochaete **I.** 226. 231. 232. *241. 242. 243. 245. 246. 247. 250. 345. 353. 401. 563. 575. 670. 682. **II.** 3. 10. 13. 17. 37. 41.

45. 46. 53. 66. 70. 72. 73. 77. 78. 93. 106. 113. 155. 176. 209. 255. 270. 272. 300. 304.
Coleochaete divergens I. *242. 243.
— irregularis I. 242.
— Nitellarum I. 241. *242. 243. 246.
— orbicularis I. 243. 246.
— pulvinata I. 242. 243. ***244.** 245. 246. 247. 670. II. *45. 205. 293. 298. 299. 308.
— scutata I. *242. 243. 245. 246. 356. 560. 624. II. 41. 70. 239. 263. 296. 298.
— soluta I. *242. 243. 383.
Collema II. 356.
— glaucescens II. 375.
Collozoon inerme I. *31. II. *368.
Colpomenia I. 361. **374.** II. 20.
— sinuosa I. *374. *375. II. 293. *295. 300.
Compsonema II. 77. 85.
Compsopogon I. 534.
Conchocoelis II. 197. 316.
Conferva I. 18. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 79. 95. 101. 203. 204. 234. 288. II. 6. 7. 13. 26. 74. 79. 83. 85. 105. 129. 147. 249. 250. 253. 254. 259. 342.
— bombycina I. *21. 23. 24.
— minor I. *21. 24.
— pachyderma I. 24.
— stagnorum I. 24.
— vulgaris II. 135.
Confervaceae I. 18. **20.** 21. 25. II. 11. 186.
Confervales I. 25. II. 85.
Conjugatae I. **51.** 52. 147. II. 3. 7. 8. 9. 30. 53. 54. 64. 77. 78. 81. 83. 84. 87. 88. 89. 90. 91. 92. **95.** 96. 98. 99. 105. 106. 112. 124. 125. 128. 129. 130. 134. 135. 147. 176. 209. 262. 270.
Constantinea I. **552.** 693. 731. II. 313.
— rosa-marina I. 552.
— sitchensis I. *553.
Contarinia I. 492. **508.** 509.
— australis I. *506.
Convoluta II. 365. 366. 368. 373. 374.
— Roscoffensis II. *365. 368. 374.
Cora II. 358. 361. 375.
Corallina I. 556. 559. 560. 562. *563. 642. 643. 650. 652. 655. 674. 733. II. 33. 80. 170. 280. *293. 330. 331. 334.
— mediterranea I. *655. *673. *697. II. 170.
— officinalis I. *673. 730.
— rubens I. *643.
— virgata I. *697.
Corallinaceae I. 302. 538. **559.** 560. **655.** 673. **696.** 697. 731. 732. II. 41. 335.
Corallineae I. 729. II. 79. 80. 81. 164. 331.
Corethron Valdiviae II. 9. 54.
Coscinodiscus I. 102. 130. II. 345.
— polychordus I. *101. II. *344.
Cosmarium I. 73. 74. 75. *76. 78. 80. 81. 82. 84. 88. 89. 90. II. 53. 97. 108. 109. 110. 111. 129. 252.
Cosmarium Botrytis I. *73. 76. *79. *84. 86. 88. II. *97. *109.
— turgidum I. *76.
Cosmocladium I. 74. 76. 78.
— saxonicum I. *74. 91. II. 341. 351.
Costaria I. 424. 442.
Costatae I. 424. **441.**
Craterospermum I. 62. 70.
— laetevirens I. 62. *70.
Craticularbildungen bei Bacillariaceae I. 131.
Crouania I. 587. 588. 703.
— gracilis I. *586.
— Shousboei I. 569. ***699.**
Crucigenia I. **190.**
— Lauterbornii I. *190.
Cruoria I. 174. *175. 557. 642. 657. 695. II. 294. *297. 298.
— pellita I. *558.
— stilla I. *652.
Cruoriopsis I. 696.
Cryptoglena I. 164.
— americana I. ***30.**
Cryptomonadineae I. **30**—32. 35. II. 6. 7. 8. 9. 261.
— -Peridineae II. 6.
Cryptomonas I. 30. 31. 32. 45. II. 228.
Cryptonemia I. 554. 588. 649. 702.
— Lomation I. *648. II. *211.
Cryptonemiaceae I. 538. 551. 642. 643. 688. 730. II. 212.
Cryptonemiales I. 642. 683. **688.** 729. II. 270.
Cryptonemieae I. 653. 680.
Cryptostomata (Haargruben) I. 374. 375. 576.
Ctenocladus I. 236.
Ctenosiphonia I. 604. **622.** 623. 624.
— hypnoides I. *604.
Cultur von Flechtengonidien II. 360.
— von Flechtenpilzen ohne Algen II. 356.
Cutleria I. 301. 396. **399.** 402. 403. 404. 405. 462. 471. 520. 521. 650. II. 19. 20. 24. 53. 58. 61. 69. 255. 256. 257. 258. 266. 267. 272. 273. 277. *278. 302. 303.
— adspersa I. *398. 399. ***400.** 401. *402. 403. 404. 405. 557. II. 29. 286. 293.
— multifida I. *398. 399. *400. **401.** *402. 403. 404. 405. *470. II. 204. 256. 278.
Cutleriaceae I. 349. **396.** 405. 464. 465. 469. 522. II. 20. 22. 58. 103. 129. 131.
Cyanoderma II. 318. 319.
Cyanomonas I. 30. 32. II. 6. 7.
— americana I. ***30.**
Cyanophyceae I. 53. 191. II. 81. 133. 157. 186. 197. 218. 317. 319. 356. 358. 359. 373. 389. 395.
Cycadeae II. 43.
Cyclales I. 348.
Cyclosporales I. 348.
Cyclosporeae I. 348. 480. II. 21. 22.
Cyclotella I. 128. II. 340.
— bodanica var. lemanica I. 131. II. 213.

Cyclotella comta II. *341.
— — var. radiosa II. 341.
Cylindrocapsa I. 211. 212. 222. II. 13. 14. 176.
— involuta I. *211.
Cylindrocapsaceae I. 197. 211.
Cylindrocarpus I. 464. II. 312. 313. 330. 334.
— microscopicus I. *380. *463.
Cylindrocystis I. 52. 53. 54. 55. 67. 89. II. *97.
— Brebissonii I. *53. 54. 55. 89.
— crassa I. 54.
Cymathere I. 424. 442.
Cymatopleura I. 128. 131.
— solea II. 193.
Cymbella I. *97. 99. 117. II. 110.
Cymodocea II. 175.
Cymopolia I. 273. 276. 277. 279. 287. 296. 556. II. 80. 277. 280.
— barbata I. 273. *276. II. *278.
Cypridopsis II. 231.
Cysten, Acetabularia I. 286.
— Dasycladaceae I. 286.
— Glenodinium I. 49.
— Gymnodinium I. 49.
— Protosiphon I. 178.
— Vaucheriaceae I. 318.
Cystoclonium I. 578. 579. 654. 720. *721. II. 76. 79. 149. 277. 312.
— purpurascens I. 731. II. 85.
Cystococcus I. 170. 171. II. 135. 136. 143. 156. 157. 159.
— humicola I. 171. II. 136. 161. 352. 360.
Cystocoleus II. 357.
Cystophora I. 490. 492. 506. 507. II. 319.
— Brownii II. 507.
Cystophyllum II. 492. 506.
Cystosira I. 489. 492. 504. *505. 506. 509. *510. 511. 512. 514. *515. 516. 517. 522. 523. 525. 526. II. 22. 47. 60. 67. 195. 196. 199. 202. 210. 244. 245. 279. 280. 312. 320. *331. 332.
— abrotanifolia I. 504. *505. 506. II. 170.
— barbata I. 504. *505. 521. 527. 528. II. 264.
— crinita I. 502. 504. *505.
— discors I. 504. II. 170.
— Erica marina I. 504.
— ericoides II. 170. *199.
— granulata II. 194.
— Hoppei I. *505.
— Montagnei I. 504.
— opuntioides I. 504. 507. II. 199. 332. 337.
Cystosireae I. 504. 508.
Cystosiro-Sargasseae I. 492. 500. 510. 521. 525.

Dactylococcus I. 165. *185. 186. II. 266.
Dactylococcusformen von Scenedesmus I. 185.
Dangeardia I. 165.
Daphnia II. 224.
Dasya I. 615. 617. 637. 664. 678. 680. *681. *708. 710. *711. II. 260. 277.
— elegans I. *616.
— squarrosa II. 194.
Dasycladaceae I. 255. 273. 297. II. 14.
Dasycladeae I. 273. 274. 279. 283. 286.
Dasycladus I. 255. 273. 274. 275. 277. 283. 285. 286. 287. II. 14. 58. 59. 69. 71. 129. 166. 201. 209. 269. 289.
— clavaeformis I. 273. *274. *275. 287.
— occidentalis II. 176.
Dasyceae I. 615. 617. 619. 637. 662. 710. 712.
Dasyella I. 615.
Dasyopsis I. 615. 617.
Dauerzellen, Bacillariaceae I. 130.
— Chlamydomonadaceae I. 146.
— Chlorosaccus I. 19.
— Confervaceae I. 24.
— Oedocladium I. 215.
— Tetrasporaceae I. 168.
— Volvocaceae I. 158.
— Zygnemaceae I. 62.
Dauerzustände II. 209.
Debarya I. 52. 56. 64. 65. 67. 68. 84. 85.
— glyptosperma I. *66. 69.
Delamarea I. 361. 367. 368. 369. 371. II. 20.
— attenuata I. *367.
Delesseria I. 537. 591. 592. 593. 595. 596. 597. 598. 647. 659. 661. 713. 715. 718. 720. II. 118. *123. 132. 146. 194. 203. 205. 212. 231. 245. 285. 287. 313.
— alata I. 594. 595. 713.
— amboinensis I. 731. II. 216.
— Hypoglossum I. *593. 659. 675. 732. II. 195.
— sanguinea I. *592. 594. 659. *660. 661. 675. 713. *714. II. 150. 187. 203. 208. 289.
— sinuosa I. 597. 659. 713. II. 203.
Delesseriaceae I. 537. 539. 569. 591. 595. 619. 643. 647. 659. *660. 661. 675. 713. 729.
Delesserieae I. 591. 713. 729.
Delisea I. 586.
Derbesia I. 228. 308. 309. 311. II. 32. 95. 105. 112. 124. 154. 162. 163. 181. 199. 214. 227. 236. 240. *241. 242. 263. 315.
— Lamourouxii I. *308.
— marina I. *308. 309. II. 225.
— tenuissima I. 308.
Derbesiaceae I. 291. 308. II. 16.
Derepyxis I. 11.
Dermatocoelis II. 306. 307.
Dermatophyton radicans II. 336.
Dermonema I. 556. *686. 687. 688. 696. 718. 720. 729. II. 17.
— Wrangelii II. 167.
Desmarestia I. 357. 414. 584. II. 107. 119. 122. 204. 205. 211. 277. 278.
— aculeata I. 358. *359. 361. 396. II. 203. 218.
— ligulata I. *359.

Desmarestia viridis **II.** 202.
Desmarestieae **I. 357.** 395.
Desmidiaceae **I.** 52. 58. 59. **72.** 141. 148. 195. **II.** 6. 8. 9. 54. 74. 77. 78. 79. 81. 85. 88. 92. 101. 105. 106. 108. 124. 125. 130. 155. 166. 187. 188. 223. 225. 226. 230. 270. 341. 353. 385.
Desmidium **I.** 74. 78. 80. **II.** 8. 344.
— Grevillei **I.** *72.
— Swartzii **I.** 85.
Desmotrichum **I.** 361. **362.** 364. 371. 376. 403.
— balticum **I.** 362.
— undulatum **I.** 362. *363.
Diatoma **I.** 99. 114. 115.
— vulgare **I.** *115.
Diatomaceae **II.** 124. 125. 126. 215. 216.
Diatomeae **I.** 35. 51. 72. **91.** 97. 139. 141. 148. 174. 186. **II.** 3. 7. 8. 9. 53. 54. 55. 56. 74. 75. 77. 79. 81. 83. 84. 90. 91. 92. **99.** 100. 101. 104. 105. 106. 108. 109. 111. 113. **120.** 123. 130. 137. *145. 147. 148. 155. 157. 158. 159. 160. 162. 163. 165. 166. 171. 172. 178. 179. 181. 182. 183. 186. 187. 188. 193. 206. 207. 210. 223. 225. 226. 228. 229. 230. 270. 280. 335. 338. 341. 342. 344. 345. 348. 350. 351. 353. 385. 386. 387. 390. 395. 396.
Diatomin **II.** 120.
Dichotomaria **I.** 556.
Dichotomosiphon **I.** 317. 318. *319. 322. *323. **II.** 115. 147.
Dickenwachstum, sekundäres, der Florideae **I.** 553.
— der Fucaceae **I.** 526.
Dicranochaete **I.** 170. ***172.** **II.** 74. 111.
— reniformis **I.** 176.
Dictymenia **I.** 620. 622. 634. **II.** 358.
— Sonderi **I.** *621.
Dictyochiden **I.** 32.
Dictyonema **II.** 375.
Dictyoneuron **I.** 424. **430.** 431. 441. 620.
— californicum **I.** *431.
Dictyopteris **I.** 480. **484.** 485. 487. 488.
— polypodioides **I.** ***484.**
Dictyosiphon **I.** 361. **367.** *368. 390.
— foeniculaceus **I.** 395. **II.** 361.
Dictyosiphoneae **I.** 361. **367.**
Dictyosphaeria **I.** 260. 261. 271. 272.
— favulosa **I.** 261.
Dictyosphaerium **I. 190.** 192. **II.** 77. 83. 341.
— pulchellum **I.** *189. **190.**
Dictyota **I. 480.** 483. 485. **486.** 487. 488. 489. 597. 652. **II.** 40. 59. 63. 66. 84. 90. 92. 107. 119. 150. 151. 170. 194. 199. 200. 245. 258. 271. 273.
— dichotoma **I. 480.** *481. *486. 488. 489. **II.** 57. 92. 274.
Dictyotaceae **I.** 480. 517. **II.** 19. 20. 21. 22. 33. 43. 57. 59. 68. 90. 91. 103. 150. 162. 235. 239. 275.
Dictyurus **I. 617.** **II.** 288. 289.
— purpurascens **I.** *618.
Didymoprium Grevillei **I.** 85.
Diffusionsgeschwindigkeit der Gase im Wasser **II.** 140.
Digenea **I.** 611.
Dimorpha **I.** 6.
— radiata **I.** *3. 4.
Dinobryon **I.** 5. 11. 12. 16. 18. 138. **II.** 6. 9. 296. 340. 345.
— Sertularia **I.** *12. 17. 21.
Dinoflagellata **I. 35**—50. **II.** 7. 77. 91. 129. 128.
— fossile **I.** 35.
Dinophyseae **I.** 40. 41. 47.
Dinophysis acuta **I.** *39.
— ovum **I.** *44.
— rotundata **I.** *42.
Dipterosiphonia **I. 622.** 624.
— heteroclada **I.** 622. *623. *709.
— rigens **I.** 622. *623. *644.
Discoplancton **II.** 340.
Discosporangium **I.** 373. 395. 479.
Dorsiventrale Algen **II.** 292.
— Rhodomelaceae **I. 620.** 637.
Doxodasya **I.** 607.
— bulbochaete **I.** *665.
Draparnaldia **I.** 179. 222. *223. **224.** 225. 226. 231. 232. 233. 236. 241. **II.** 71. 78. 93. 128. 129. 187. 222. 249. 250. 253. 255. 277.
glomerata **I.** *223. **II.** *93.
Dredsche **II.** 379.
Druck und Zug als formative Reize **II.** 240.
Dudresnaya **I.** 572. 581. 649. 653. 678. 680. **688.** 693. 696. 699. 702. 720. 722. **II.** 119. 277.
— coccinea **I.** 649. 691. *692. 694. 700.
— purpurifera **I.** *571. 649. 678. 679. 688. *689. *691.
Dumontia **I.** 179. 573. 642. 643. 648. 654. 693. **II.** 132. 187. 302. 311.
— filiformis **I.** *573. 730. **II.** 202. 204. 212. 302.
Dumontiaceae **I.** 693.
Durchlüftung von Algenkulturen **II.** 389.
Durchsichtigkeit des Wassers **II.** 190.
Durvillaea **I.** 491. 492. ***514.** 515. **II.** 22. 69.
— utilis **I.** 514.
Durvillaeaceae **I.** *490. 491. 492. **514.**
Dysphotische Region **II.** 193.

Ecballocystis pulvinata **I.** 138.
Echinodermen **II.** 231.
Ecklonia **I.** 424. 443. 461.
Ectocarpaceae **I.** 349. **350.** 406. 424. 459. 468. 491. 530. 539. **II.** 20. 21. 22. 78. 239. 271.
Ectocarpeae **I.** 13. 99. 253. 352. **353.** 357. 368. 458. 464. 465. 468. 473. 478. 479. 599. 644. 652. 668. **II.** 18. 19. 20. 26. 27. 29. 32. 33. 34. 39. 58. 66. 72. 103. 104. 113. 120. 154. 171. 175. 176. 181. 182. 200. 201. 202. 209. 210. 212. 231. 258. 277. 279. 302. 332. 335. 337. 355. 387. 390.

Ectocarpus I. 92. *349. 352. *353. 354. 361. 371. 376. 377. 379. 394. 395. 404. 405. 408. 468. 469. 472. 473. 478. 523. II. 18. 19. 20. 21. 26. 37. 58. 59. 61. 62. 65. 66. 69. 71. 87. 101. 107. 124. 125. 155. 177. 180. 195. 222. 236. 255. 256. 257. 312. 313. 328. 334.
— aecidioides II. *311. 335.
— arctus II. *102.
— Battersii I. 396.
— confervoides I. 353. II. 113. 178.
— criniger I. *353.
— fulvescens I. 350. 395. 396. II. 79. 86.
— fungiformis II. 311.
— globifer I. 355. 468.
— Holmesii I. *466.
— humilis II. 225.
— investiens II. 313.
— irregularis I. *353. 379.
— Lebelii I. *354. 355. 468.
— litoralis I. 355. 461. 464. II. 210. 391.
— lucifugus I. 462. *463. II. 354. 355.
— ovatus I. *466.
— Padinae I. 355. 468. *471. 472.
— paradoxus I. 355.
— parasiticus II. *311. 312. 313.
— penicillatus I. 353. 462.
— pusillus I. 354. 396.
— Reinboldii I. *349. 465. *466.
— Sandrianus I. *353.
— secundus I. 355. 394. *468. 469. 472. II. 19. 22.
— siliculosus I. *353. 462. *463. *466. *467. 469. 470. 471. 473. II. 19. 68. 71. 178.
— — f. varians I. 473.
— simplex I. 355.
— solitarius II. 312.
— tomentosus I. 396. 461.
— virescens I. *352. 353. 472. 473.
Egregia I. 424. 443. 445. 500.
— Menziesii I. *444. 460.
Ei siehe: Entwickelung des Eies.
Eibildung bei Volvox I. 159.
Einfluß der Gezeiten auf die Entleerung der Sexualorgane bei den Fucaceae I. 522.
Einfrieren von Bacillariaceae I. 92. II. 187.
— von Diatomeae I. 92. II. 187.
Einteilung der Acontae I. 51.
— der Bacillariaceae I. 94.
— der Chlorophyceae I. 133.
— der Chrysomonadineae I. 5. 6.
— der Conjugatae I. 51. 52.
— der Ectocarpaceae I. 351.
— der Fucaceae I. 491.
Eis, Einfluß seiner Bewegung II. 173.
Eisenia I. 424. 443. 461.
Elachistea I. 377. 384. 386. 387. 464. II. 107. 203. 293. 294. 312. 313.
— fracta I. 386.
— fucicola I. 386.
— scutulata I. *386. II. *295.
— stellaris I. 386.
Elitorale Region II. 167.
Empfängnisfleck II. 61.
Encoelieae I. 374. 376. 487.
Encyonema caespitosum I. *100.
Endocarpon II. 356. 359.
— pusillum II. *360.
Endochiton I. 520.
Endocladia I. 228.
— gracilis I. 228.
— viridis I. 228.
Endoclonium I. 222. 230. 233. II. 313.
— polymorphum I. 235. II. 313. 336.
Endoderma I. 222. 224. 227. 228. 229. 242. II. 306. 310. 313. *314. 319.
— gracile II. 306.
— Jadinianum I. *228. II. *305.
— leptochaete I. *228. II. *305. 306.
— perforans II. 313. *314. 315.
— viride I. 228. II. 306.
— Wittrockii I. *228. II. *305. 306.
Endodermeae I. 222. 227. 231.
Endophyten II. 304.
Endosphaera I. 174. 175. II. 10. 313. 333.
Endvakuolen der Desmidiaceae I. 82.
Enteromorpha I. 166. 174. 179. 205. 206. 207. 362. II. 60. 141. 142. 175. 177. 178. 179. 180. 181. 182. 185. 195. 212. 292. *310. 311. 357.
— clathrata I. 205. 208. II. 178.
— compressa I. 179. 208. II. 168. 311.
— intestinalis II. 292.
Entleerung der Schwärmer II. 33.
— — bei Cladophora II. 34.
— — bei Codium II. 36.
— — bei Oedogonium II. 33. 35.
— — bei Ulothrix II. 33.
Entocladia I. 231. 233. 241. 355. 578. II. 336.
— viridis I. *232. 355. II. 306.
Entodesmis I. 12. 15.
Entomostraken II. 334.
Entstehung, Tetrasporen I. 651.
Entwickelung, Aglaozonia I. 399.
— Ei II. 44.
— — allgemeines II. 51.
— — Coleochaete II. 45.
— — Florideae II. 46.
— — Fucaceae II. 47.
— — Oedogonium II. 46.
— — Sphaeroplea II. 44.
— — Vaucheria II. 49.
— — Volvocaceae II. 47.
— Florideentetrasporen II. 32.
Fortpflanzungsorgane II. 24.
— Oogonien, Coleochaete II. 45.
— Schwärmer II. 26.
— — Halosphaera II. 27.
— — Hydrodictyon II. 27.
— — Oedogonium II. 31.
— — Protosiphon II. 27.
— — Vaucheria II. 32.
— Spermatien II. 37.
— — Florideae II. 41.
— Spermatozoiden II. 37.

Entwickelung, Spermatozoiden, Chara II. 42.
— — Fucaceae II. 38.
— — Vaucheria II. 40.
— Sprosse, Sphacelarieae I. 409.
— Volvocaceae I. 153.
Entwickelungsgang, Chantransia I. 535.
Ephebe II. 357.
Ephydatia fluviatilis II. 371.
Epichiton I. 520.
Epiphyten II. 304.
Epitheca der Bacillariaceae I. 93.
Epithemia I. 97. 99. 103. 108. 124. II. 110.
— Hyndmanni I. 107.
— turgida I. *103.
Equisetum II. 235. 264.
Eremosphaera I. 170. *173. 181. *182. 183. II. *313. 339.
— viridis I. 182. 183.
Ernährung, Algen II. 132.
— Bacillariaceae I. 116.
Chrysomonadineae I. 5.
— Dinoflagellaten I. 46.
Euglenaceae I. 34.
— durch feste Substanzen I. 4.
— — — — bei den Gymnodinien I. 47.
Ersatz verlorener Glieder II. 244.
Erythrocoleon I. 726.
Erythropeltis I. 530.
Erythrotrichia I. 529. 530. 532. 533. 534.
— ceramicola I. *533.
— obscura I. *531.
Espera I. 288. 302.
Euastropsis I. 192. 194. 196.
Euastrum I. 73. *76. 82.
— Rota I. *72.
Eudesme I. 377. 384. 394.
— virescens I. *378.
Eudesmeae I. 377. 391. 393.
Eudorina I. 134. 148. 150. 152. 154. 155. 156. 158. 159. 160. 161. 162. 163. II. 37. 38. 47. 53. 69. 72. 207.
— elegans I. *152. *155. 164.
Euectocarpus (Sect.) I. 353. 355.
Eugalaxaura I. 556.
Euglena I. 18. 32. 33. 45. 116. 128. 135. 138. 139. II. 7. 90. 91. 92. 111. 113. 116. 151. 152. 154. 157. 158. 159. 290. 297. 223. 226. 227. 228. 230. 353.
— acus II. *152.
— deses I. *33.
— Ehrenbergii I. *33. II. *152.
— gracilis I. 34. II. 158. 159. 161. 228.
— granulata II. *152. 153.
— mutabilis II. 152.
— olivacea II. 152.
— oxyuris II. *152.
— Pyrum II. *152.
— sanguinea II. 117. 218.
— spirogyra II. *152. 153.
— tripteris II. 153.
— viridis I. *33. II. 92. 152. 153. 162.
Euglenaceae I. 33—34. II. 90. 297.
Euglenopsis I. 28. 164.
— subsalsa I. 136.
Eupodiscus I. 104.
— Argus I. 106. *107.
— lacustris I. *104.
Euptilota I. 582. 586.
Eurotium II. 17.
— repens II. 180.
Euryhalin II. 179.
Euryphotisch II. 193.
Euthora I. 549. 550.
Euzoniella I. 627. 628. 629. 630. 646. 675. 709. II. 277. 292. 293.
adiantiformis I. *626. 628. *709.
— bipartita I. *677.
— incisa I. *626. 627. *644.
Evernia II. 361.
Excentrosphaera I. 181. 183.
Extramembranöses Plasma bei Dinoflagellaten I. 43.
Exuviaella marina I. *41. *44.

Fadenzerfall II. 259.
— Confervaceae I. 24.
— Zygnemaceae I. 57.
Färbung, Chlorophyceae I. 133.
— Cryptomonaden I. 32.
— Dinoflagellaten I. 35. 45.
— Euglenaceae I. 34.
— Peridineae I. 35. 45.
Fakultativer Gametophyt II. 274.
Fallschirme bei Planktonorganismen II. 347.
Fang der Algen II. 377.
Farbe der Algen und Assimilation II. 144.
— des Wassers in durchfallendem Lichte II. 191.
Farblose Dinoflagellaten I. 45.
— Euglenaceae I. 34.
Farbloswerden der Bacillariaceae I. 116.
— der Chloramoeba I. 18.
— der Chromatophoren II. 158.
— der Euglenaceae I. 34.
Farbstoffe, Absorptionsspektra II. 121.
— Bacillariaceae I. 116.
— Chromatophoren II. 117.
Fastigiaria furcellata II. 247.
Fehlen der Reduktionsteilung II. 57.
Fettbildner der Dinoflagellaten I. 46.
Feuchtigkeit als formativer Reiz bei der Zoosporen- und Gametenbildung II. 249.
Filtrationskoeffizient II. 382.
Flagellata I. 3. 4. 9. 16. 17. 29. 32. 33. 34. 35. 50. 146. 164. 165. 169. II. 4. 5. 6. 8. 9. 10. 11. 18. 23. 26. 37. 71. 77. 84. 89. 113. 127. 128. 130. 159. 162. 163. 200. 207. 216. 221. 226. 228. 230. 260. 337. 340. 356. 368.
Fraggentypus II. 290.
Flahaultia I. 549. 653.
— appendiculata I. *550. *653. *721.
Flechten II. 356.
Flechtensynthese II. 356.
Fließendes Wasser als formativer Reiz bei der Zoosporen- und Gametenbildung II. 249.

Florideae I. 92. 174. 227. 228. 345. 346. 529. **535.** II. 3. 4. 12. **17.** 18. 22. 32. 37. 41. **46.** 53. 58. 60. 66. 70. 71. 72. 75. 76. 78. 79. 80. 85. 89. 90. **103.** 104. 105. 107. 112. 113. 117. 119. 120. 123. 124. 127. 134. 144. *145. 146. 148. 149. 150. 154. 162. 163. 164. 171. 175. 176. 177. 178. 185. 188. 195. 196. 197. 198. 200. 201. 209. 210. 211. 212. 214. 216. 217. 229. 235. 237. 239. 240. 244. 250. 270. 271. 272. 273. 277. 280. 284. 293. 297. 302. 306. 310. 327. 335. 336. 337. 370. 372. 373. 375. 386. 388.
Florideen im Süßwasser II. 175.
Florideenstärke II. 148.
Foraminiferen II. 351. 368.
Foreliella II. 318. 319.
— perforans II. *317.
Formänderungen der Chromatophoren II. 116.
Formative Reize II. 231.
Fortpflanzung von Acetabularia I. 285.
— Aphanochaete, geschlechtlich I. 240.
— — ungeschlechtlich I. 240.
— Bangiaceae, geschlechtlich I. 532.
— — ungeschlechtlich I. 530.
— Bornetella I. 286.
— Botrydium, ungeschlechtlich I. 25. 27.
— Botryophora I. 286.
— Bryopsidaceae, geschlechtlich I. 304.
— Bryopsis, ungeschlechtlich I. 307.
— Castagnea I. 378.
— Caulerpaceae I. 312.
— Chaetophoraceae, geschlechtlich I. 233.
— — ungeschlechtlich I. 232. 233.
— Characeae I. 339.
— Characiopsis I. 28.
— Chlorococcum I. 171.
— Chlorosaccus I. 19.
— Chlorothecium I. 27.
— Chorda, ungeschlechtlich I. 369. 371.
— Choristocarpaceae I. 478.
— Chromulina I. 7.
— Chroolepidaceae, geschlechtlich I. 252.
— — ungeschlechtlich I. 250.
— Cladophoraceae, geschlechtlich I. 266.
— — ungeschlechtlich I. 263—266.
— Codiaceae I. 300.
— Codium, geschlechtlich I. 301.
— Coelastrum I. 189.
— Coleochaetaceae, geschlechtlich I. 244.
— — ungeschlechtlich I. 243.
— Confervaceae I. 22. 23.
— Cutleria I. 399.
— Cyanomonas I. 30.
— Cylindrocapsa, geschlechtlich I. 211.
— — ungeschlechtlich I. 211.
— Dasycladaceae I. 285.
— Dasycladus, geschlechtlich I. 285.
— Desmarestieae I. 361.
— Desmidiaceae, geschlechtlich I. 83.
— Dictyotaceae I. 485.
— — geschlechtlich I. 486.
— — ungeschlechtlich I. 485.
Fortpflanzung von Dimorpha I. 4.
— Dinoflagellata I. 48.
— — geschlechtlich I. 50.
— Eudorina I. 159.
— Euglenaceae I. 34.
— Florideae I. 649.
— — ungeschlechtlich I. 650.
— Fucaceae, geschlechtlich I. 517.
— — ungeschlechtlich I. 523.
— Gonium, geschlechtlich I. 158.
— Halimeda I. 300.
— Halosphaera I. 181.
— Hormidium I. 204.
— Hydrodictyaceae, geschlechtlich I. 194.
— — ungeschlechtlich I. 193.
— Laminaria I. 428.
— Laminariaceae, ungeschlechtlich I. 458.
— Mesotaeniaceae, geschlechtlich I. 54.
— — ungeschlechtlich I. 54.
— Mischococcus I. 23. 29.
— Neomeris I. 286.
— Oedogoniaceae, geschlechtlich I. 218.
— — ungeschlechtlich I. 216.
— Pandorina, geschlechtlich I. 158.
— Phaeococcus, geschlechtlich I. 15.
— — ungeschlechtlich I. 15.
— Phaeosporeae I. 461.
— — geschlechtlich I. 465.
— — ungeschlechtlich I. 462.
— Polyblepharis I. 136.
— Protosiphon, geschlechtlich I. 177.
— — ungeschlechtlich I. 177.
— Punctaria I. 362.
— Pyramimonas I. 135.
— Siphonocladiaceae I. 269.
— Sphacelariaceae I. 406.
— Sphacelarieae I. 413.
— Sphaeropleaceae, geschlechtlich I. 288.
— Spirotaenia spec., geschlechtlich I. 54. 55.
— Sporochnideae I. 394.
— Stephanosphaera I. 150.
— — geschlechtlich I. 158.
— Tetrasporaceae I. 167.
— Tilopteridaceae I. 474.
— Ulothrix, geschlechtlich I. 199.
— — ungeschlechtlich I. 199.
— Ulvaceae I. 207.
— Valoniaceae I. 270.
— Vaucheria, geschlechtlich I. 323.
— — ungeschlechtlich I. 318.
— Volvocaceae, geschlechtlich I. 158.
— — ungeschlechtlich I. 158.
— Volvox, geschlechtlich I. 159.
— Zanardinia I. 399.
— Zooxanthella I. 31.
— Zygnemaceae I. 63.
Fossile Codiaceae I. 301.
— Diatomeae I. 92.
Fragilaria I. 99. 101. 114. 131. II. 342. *343. 344.
— crotonensis I. *114. 122. 132. II. 207. 218. *342.
— — var. curta II. 207.

Fragilaria crotonensis var. media II. 207.
— — var. subprolongata II. 207.
Fremdbefruchtung II. 58.
Frontonia II. 373.
— leucas II. 367.
Froschlaichtypus des Planktons II. 341.
Frustulia saxonica I. 128.
Fucaceae I. 126. 129. 345. 376. 418. 424. 445. 480. 488. **489.** 529. 550. 554. 682. 733. II. 19. 20. 21. 22. 32. 37. **38. 47.** *48. 49. 52. 54. 56. 58. 59. 60. 61. 63. 64. 65. 67. 68. 69. 73. 76. 78. 79. 85. 89. 90. 103. 105. 106. 113. 124. 125. 141. 142. 150. 162. 164. 168. 169. 170. 203. 209. 210. 213. 229. 235. 236. 239. 244. 245. 246. 255. 263. 269. 270. 273. 277. 279. 280.
Fucaceengürtel II. 168.
Fuco-Ascophylleae I. 491. **492.** 512. 522.
Fucoideae I. 395. II. 162.
Fucosan II. 151.
Fucus I. 126. 163. 223. 485. 487. 489. 491. **492.** 494. *495. 496. 512. 517. *519. 520. *521. 522. 523. *524. 525. 526. 527. 528. 529. 591. 638. 645. 652. 668. 682. II. 10. 19. 22. 35. *39. 47. 48. 52. 56. 60. 61. **63.** 64. 65. 66. 79. 86. 91. 107. 119. 161. 167. 168. 173. 177. 182. 183. 186. 188. 195. 196. 198. 203. 205. 210. 213. 239. 240. 244. 245. 255. 266. 271. 279. 280. 285. 287. 289. 313. 319. 388.
— platycarpus I. *490. *493. 517. *518.
— serratus I. 492. *515. 516. 517. 523. II. 138. 203. *295.
— vesiculosus I. *490. 491. *493. *495. 517. *518. 523. 527. II. 43. *63. 138. 141. *169. 177. 180. 182. 194. 203. 213. *243.
— — var. angustifolia II. *233.
— — — baltica II. 233. 235.
Furcellaria I. 502. **544.** 545. 546. 548. 558. 564. 573. 642. 648. 693. II. 78. 119. 148. 170. 187. 197. 203. 204. 276. 313.
— fastigiata I. *381. *543. *545. *546. *641. II. 203. 210. *294.

Galaxaura I. **556.** 557. 559. 560. 652. 654. 672. 673. 729. 731. II. 17. 80. 280.
— adriatica I. *686. 687.
— fragilis I. *555. *686. 687.
— fruticulosa I. *555.
— lapidescens I. *555.
— moniliformis I. *555.
— ramulosa I. *555.
Gallertbildung der Bacillariaceae I. 99.
— der Desmidiaceae I. 77.
Gallertbüsche II. 280.
Gallerte II. **77.**
— bei Bacillariaceae I. 113.
— Nachweis mit Tuscheemulsion I. 113. 114.
Gallerthüllen der Desmidiaceae I. 77.
Gallertscheiden der Zygnemaceae I. 58.
Gallertsporen I. 49.
Gameten, Chaetophoraceae I. 233.
— Chlamydomonadaceae I. 146.
— Ulothrix I. 199.
Gametophyt I. 537. II. 269.
Gasaustausch der Algen II. 139.
Gayella I. 209. 210. 211.
— polyrrhiza I. 209.
Geißeln II. 25.
— der Chlamydomonaden I. 141.
— der Dinoflagellaten I. 43.
Gelatinekulturen von Algen II. 387.
— von grünen Algen II. 265.
Gelidiaceae I. 538. 551. **577.** 659. 716. 718. 720.
Gelidieae I. 688.
Gelidium I. 561. **578.** 642. 647. 654. 688. 716. II. 168. 170. 244. 276.
— corneum I. *578. II. 170.
— crinale II. 193.
— japonicum I. *654.
— latifolium I. *687.
— pannosum II. 370.
Generationswechsel II. 269.
— Cutleria I. 402.
— Oedogoniaceae I. 221.
Genicularia I. 52. 57. 65. II. 106.
— Spirotaenia I. *66.
Geotaxis II. 226.
Geotropismus II. 226.
Gerbsäure II. 129.
Geschlechterverteilung bei Volvox I. 161.
Gezeiten, Einfluß der G. auf die Entleerung der Sexualorgane bei den Fucaceae I. 522.
Giffordia I. 355. 468. 469. 471. 472. II. 29. 71.
— Padinae I. 472.
— secunda I. *468. 469. II. 19. 257.
Giftwirkungen II. 183.
Gigartina I. 546. 548. 554. 564. 657. *717. 718. 720. 722. 732. II. 119. 138. 276. 361.
— mamillosa I. 546. *547.
— Teedii I. 546. *657. II. 119. 146. 198.
Gigartinaceae I. 539. 546. 548. 549. **578.** **657.** 716. 718. 723. II. 328.
Gigartinales I. 683. **716.** 720.
Gigartineae I. **546.** 550. **717.** II. 17.
Gipskristalle bei Desmidiaceae I. 82. 83.
Giraudia I. 384. **387.** 468.
Gitteralgen II. 287.
Glaphyrymenia II. 286.
Glaucocystis I. 191.
— Nostochinearum I. **191.** II. 336.
Glenodinium I. 48. 49.
— edax I. 47.
Gloeocapsa I. 164. II. 130.
Gloecococcus I. 165.
— mucosus I. 168. 169.
Gloeocystis I. **238.**
areolata I. 239.
— Naegeliana I. 238. *239.
Gloeocystisformen I. 145.

Gloeosiphonia I. 569. 572. 573. 575. 579. 642. 679. 680. *698. 699. 700. 703. 729. II. 277.
— capillaris I. *570. *572.
Gloeosiphoniaceae I. 569. 697.
Gloeothamnion I. 16.
Glossophora I. 488.
Gobia I. 361. 367. *368. 390. II. 20.
Goldglanz von Chromulina I. 7.
Golenkinia II. 207. 345.
— botryoides I. *187.
— fenestrata II. *347.
Gomontia I. 529. II. 316. 318.
— polyrrhiza II. 315. *316.
Gomphonema II. 110.
Gonatoblaste I. 222. 227. 228. II. *305. 309.
Gonatonema I. 71. 91.
Gonatozygon I. 52. 57. 64. 65. 84.
Gongroceras Agardhianum I. *667.
— Delongchampsii I. *589.
Gongrosira I. 237. 259. II. 337. 371.
— codiolifera II. 346.
— trentepohliopsis I. 229.
Gongrosiroform I. 319.
Goniodoma I. 37.
— acuminatum I. [illegible]2
Goniotrichum I. 533.
Gonium I. 134. 150. 151. 153. 154. 155. 158. 159. 163. 165. II. 9. 111. 127. 128. 340.
— pectorale I. *150. 158. 165.
— sociale I. *150. 158.
— Tetras I. 158.
Gonyaulax I. 48.
Gonyostomum I. 327.
Gossleriella tropica II. 346. *349.
Gracilaria I. *389. 548. 551. 554. 654. 672. *724. 725 [illegible]4. 242. 283. 310. 312. 313. 334.
— confervoides I. *549. *673. *725. 731.
— dura II. 149.
— erecta I. *654.
Grammatophora I. 99. 103. 105. 115. II. 109.
— marina I. *100. II. *103.
Grana II. 115.
Graphis II. 358.
Grateloupia I. 539. 541. 642. 688. 693. 723.
— Consentinii I. *671.
Grateloupiaceae I. 693. 694.
Griffithia I. *587. 588. 658. 675. 704. 706. II. 14. 87. 107. 243.
— barbata II. [illegible]7.
— Bornetiana I. 705. 706. 733.
— corallina I. 666. *669. *704. 705.
— setacea I. *674. 733.
Grinellia I. 679. 715.
— americana I. 730.
Großkern der Zygosporen von Desmidiaceae I. 88.
Grunddiatomeen I. 91.
Gürtelbänder der Bacillariaceae I. 103.
Gyaleeta II. 358.
Gymnodiniaceae I. 35. 36.
Gymnodinium I. 36. 41. 43. 49.
— aeruginosum I. 45.
— hyalinum I. 47.
— rhomboides I. 35. *36.
— spirale I. *36.
Gymnogongrus II. 327.
Gymnophloea I. 541. 649. 688.
— dichotoma I. *541.
Gymnozyga I. 74.

Haarbüschel, Laminariaceae I. 458.
Haare, Chaetophoraceae I. 231.
— Dictyotaceae I. 485.
— Sphacelarieae I. 412.
Haargruben, Adenocystis I. 374.
— Colpomenia I. 374.
— Fucaceae I. 515.
Habitus der Caulerpaceae I. 312.
Hadubrandia II. 357.
Hämatochrom II. 117.
Haematococcus I. 139. 140. 141. 144. 146. 147. 148. 149. 150. 153. 163. II. 59. 67. 117. 124. 161. 187. 200. 353. 386.
— Bütschlii I. 139. *140. 141. 144.
— lacustris I. 165. II. 23. 226.
— nivalis I. 139.
— pluvialis I. 139. 140. II. 146. 214.
Haftorgane, Florideae I. 644.
— Laminariaceae I. 425. 458.
— Oedogoniaceae I. 212.
Hakensporangien I. 250. 253.
Halarachnion I. 539. 542. 642. 693.
— Consentinii I. *693.
Halichondria I. 269. II. *372. 373.
Halicoryne I. 273. 279. *280. 281. 283.
— Wrightii I. 287.
Halicystis I. 177. 180. 272.
— ovalis I. 270.
Halidrys I. 489. 492. 500. 501. 502. 503. 504. 506. 509. *510. 511. 516. 522. 523. 525. II. 61. 62. 67. 210. 279. 280.
— osmundacea I. 501.
— siliquosa I. 500. *501.
Halimeda I. 291. 293. 296. 300. 301. 302. 556. II. 15. 80. 166. 201. 225. 241. 280.
— incrassata I. 296.
— platydisca I. 296.
— Tuna I. *295. *296. *300.
Haliseris I. 480. 484. 485. 486. 487. 488. 591. II. 170. 194. 195. 245. 285.
— polypodioides I. *484.
Halodictyon I. 619.
— mirabile I. *619.
Halophila II. 175.
Halopithys I. 631. 632. 633. 634. 637.
— pinastroides I. *631.
Halopteris I. 416. 417. 418. 420. 421. 509. II. 194. 195. 286. 289.
— filicina I. *417. II. 237. 238. *285.
Halorrhiza I. 377. 387. 389. 391. 514.
— vaga I. *390.
Halosaccion I. 551. II. 292.

Halosphaera I. 181. 182. 183. II. 27. *31. 33. 34. 35. 87. 339.
— viridis I. *181. II. *339. 383.
Halosphaeraceae I. 170. 181. II. 11.
Halothrix I. 384. 386. 387.
— lumbricalis I. *385. 386.
Halurus I. 587. 588.
Halymenia I. 541. 551. *679. 693.
— dichotoma I. *542.
Haplospora I. 473. *476. 477. II. 22. 113.
— globosa I. 473. *474. 475. *476. 477.
— pusilla I. 477.
— Vidovicchii I. 473. 474. 475. 477. 478. II. 222.
Hapteren, Laminariaceae I. 425. 458.
Hariotina I. 188. 191.
Harveyella I. 716. 718. 720. II. 17. 18. 328. 330.
— mirabilis I. *717. 733. II. *328. 334. 337.
Hecatonema I. 356.
Hedophyllum I. 441.
— spirale I. 461.
Helgoland II. 376.
Heliozoen II. 351.
Helix II. 317.
Helminthochorton I. 642.
Helminthocladia I. 379. 539. 643. 693. II. *104. 112. 149. 197. 202.
Helminthocladiaceae I. 538. 539. 541. 542. 546.
Helminthocladieae I. 544. 581.
Helminthora I. 539. 541. 649. 669. 670. 684. 685. 706. II. 202. 284.
— divaricata I. *540. *669. *685.
Hemineura I. 659.
— Schmitziana I. *660.
Herpeton tentaculatum II. 334. 336
Herpochondria I. 613. 678.
Herposiphonia I. 622. 624. 664. II. 293.
— tenella I. 622. *623. *665.
Herposiphonieae I. 622.
Herpothamnion I. *705.
Heterocapsa I. 46. 48.
— triquetra I. *49.
Heterocladia I. 611.
— australis I. *611.
Heterocladieae I. 611.
Heterocontae I. 18—29. 51. 133. II. 4. 6. 18. 26. 117. 147.
Heterogener Generationswechsel II. 274.
Heterosiphonia I. 615. 617. 678.
— Berkeleyi I. *616.
— cladocarpa I. *677.
— Wurdemanni I. *616.
Heterospora Vidovicchii I. *475.
Hildenbrandtia I. 179. 562. 655. II. 168. 175. 294. 302. 311. 355.
— rivularis I. 562. II. 300. 357.
Hilfsmittel der Algenforschung II. 376.
Himanthalia I. *386. 489. 491. 492. 512. 516. *519. 520. 521. 522. II. 22. 47. *48. 51. 52. 168. 203. 282. 283. 289. 300. 302. 312.
— lorea I. *512. II. *283.
Himantidium I. 131.
Hofmannia I. 190.
Holoplankton II. 350.
Homogener Generationswechsel II. 274.
Homologer Generationswechsel II. 273.
Homologien II. 69.
Hormidium I. 22. 203. 204. 237. 238. II. 11. 133. 135. 139. 231. 249. 251. 253. 259. 342. 352. 355. 387.
— flaccidum I. *203. 204.
— nitens I. *203.
parietinum II. 352.
Hormococcus I. 203.
Hormosira I. 485. 490. 491. 492. 512. *513. 514. 520. 566. II. 22. 279.
— Billardieri I. 527.
Hottonia I. 311.
Hyalobryon I. 11.
Hyalotheca I. 74. 76. 78. 80. 81.
— mucosa I. 21. *76. *79. II. *114.
Hydra I. 171. II. 364. 365. 366. 368. 370. 373. 375.
— fusca II. 363. 365.
— viridis II. *362. *363. 364. 365.
Hydroclathreae I. 361.
Hydroclathrus I. 361. 374. 395. 458. 514. 517. II. 20. 21. 142. 285.
— cancellatus II. *301.
Hydrodictyaceae I. 170. 192. II. 270. 272.
Hydrodictyon I. 67. 192. 193. 194. 195. 196. II. 6. 11. 26. 27. *28. 29. 32. 34. 36. 44. 53. 72. 87. 89. 90. 94. 112. 114. 115. 135. 142. 155. 156. 187. 205. 249. 252. 253. 254. 255. 256. 261. 285. 345.
— utriculatum I. *194. 196. II. 37. 125. 216.
Hydrolapathum sanguineum I. *592. 594. 659. *660. 661. 675. 713. *714.
Hydrozoen II. 368.
Hydrurus I. *8. 9. 16. 17. 138. II. 9. 18. 205. 279. 280. 282.
Hymenialgonidien II. 360.
Hymenocladia I. 726.
Hymenomonadaceae I. 5. 11. II. 18.
Hymenomonas II. 18.
— roseola I. *11.
Hypacroblastae I. 407.
Hyphen, Fucaceae I. 525.
— Laminariaceae I. 448.
Hypnea I. 578. 654. 672. 724.
— aspera I. *654.
Hypnocysten von Botrydium I. 27.
— von Ulothrix I. 201.
Hypnothallus I. 298.
Hypnozygoten, Characiopsis I. 28.
— Chlorotheeium I. 28.
— Cylindrocapsa I. 212.
Hypnum II. 324.
Hypoglossum I. 595.
alatum I. *592. 594.
— Leprieurii I. 732.
Hypotheka der Bacillariaceae I. 93.

Ilea I. 295.
Induktion der Polarität bei Fucaceae I. 492.
Inkrustation der Zellwand II. 79.
– Aragonit II. 80.
– Kalk II. 79.
– Kalkspat II. 80.
– Kalziumoxalat II. 80.
– Magnesiumkarbonat II. 80.
– Silicium II. 79.
Inverse Schichtung des Plasmas II. 87.
Iridaea I. 546. 718. II. 286.
— elliptica II. *286.
Irisieren II. 199.
Isocontae I. 133.
Isoëtes lacustris II. 194.
Isthmia I. 106.
— enervis I. *107.
— nervosa I. *107.
Isthmoplea I. 364. II. 21.

Jahresringe bei Laminariaceae I. 451.
Janczewskia I. 615. 644. 733. II. 329. 330. 334. 337.
— tasmanica II. *329. 330.
— verrucaeformis I. *614. II. *329. 330.
Jania II. *123.
— rubens II. *330.
Jod in Algen II. 138.
Jugendform von Batrachospermum I. 639.
— von Lemanea I. 640.
— von Nemalion I. 642.
Jugendstadien der Florideae I. 637.
Juncus II. 166.

Kalium als Nährstoff II. 133.
Kalzium als Nährstoff II. 133.
Kammern in den Schalen der Bacillariaceae I. 105.
Karotin II. 117. 119.
Karpogon I. 679.
Karpogonast I. 678.
Karpogone, Chantransia I. 535.
— Florideae I. 678.
Karyoide I. 60. II. 91.
Keimlinge, Callithamnion I. 638.
— Ceramium I. 638.
— Chondria I. 638.
— Chylocladia I. 642.
— Corallina I. 643.
— Dumontia I. 642.
— Polyides I. 642.
— Rhabdonia I. 642.
Keimung, Characeae I. 333.
— Florideae I. 637.
— Parthenosporen von Desmidiaceae I. 89.
— Zoosporen der Confervaceae I. 24.
— Zygosporen der Coleochaetaceae I. 246.
— — der Desmidiaceae I. 87. 88.
— — der Mesotaeniaceae I. 56.
— — der Oedogoniaceae I. 221.
— — bei Ulothrix I. 290.
— — bei Volvox I. 162.
— der Zygnemaceae I. 69.
Kernlose Zellen der Zygnemaceae I. 61.
Kettenformen des Planktons II. 344.
Kieselgallertekulturen von Algen II. 387.
Kieselguhr I. 92.
Kinoplasma II. 87.
Kirchneriella lunaris I. *187.
Kjellmania I. 361. 366. 465.
— sorifera I. *466.
Kleinkern der Zygosporen von Diatomeae I. 124.
— — von Desmidiaceae I. 88.
Knöllchen der Characeae I. 335. 337.
Koloniebildung, Bacillariaceae I. 99.
— Coelastrum I. 189.
— Desmidiaceae I. 73. 74.
— Dictyosphaerium I. 190.
Konzeptakeln der Fucaceae I. 515. 516.
Kopulation bei Closterium parvulum u. a. I. 83. 84.
Krallen der Laminariaceae I. 425. 458.
Kreidemergel I. 92.
Kristalloide I. 292.
Krusten II. 293.
Kugelformen des Planktons II. 339.
Kugelkeimlinge I. 642.
Kugelsporangien I. 252.
Kultur der Algen II. 385.

Laboulbeniaceae II. 18. 23.
Lagerheimia I. 191.
Laminaria I. 226. *227. 204. 423. 424. 425. 435. 441. 445. *446. *447. *449. *450. 451. 452. 454. 456. *457. 458. 459. 460. *490. 494. 507. 514. 515. 525. 548. II. 79. 84. 86. 119. 136. 137. 138. 142. 161. 170. 171. 175. 181. 203. 204. 208. 210. 240. 262. 286. 287. 288. 289. 290. *297. 300. 306. 308. *309. 311. *312. 313.
— Agardhii I. 456.
— bulbosa I. 460.
— Cloustoni I. 426. *427. 428. 433. 450. 454. *455. 456. II. 290. 319.
— digitata I. *425. 428. 430. 456. 460. II. 138. 203. 289. 290.
— flexicaulis I. 428. 433. 443.
— flexilis II. 290.
— gyrata I. 441.
— hyperborea I. 426.
— longicruris I. 426. 456.
— maxima I. 456.
— nigripes I. 456.
— Rodriguezii I. 424. *426. 428. 429. 456.
— saccharina I. *425. 426. 428. 433. 441. *447. 456. *459. II. 240. 289.
— solidungula I. 425.
Laminariaceae I. 349. 375. 423. 517. 554. II. 20. 76. 78. 79. 86. 89. 103. 105. 138. 164. 188. 203. 213. 215. 219. 240.
Laminarieae I. 424. 425. 460. II. 113.
Lamprothamnus I. 328. 331. 338. 340.
Landsburgia I. 492. 504.
— quercifolia I. *503.
Lathraea II. 18.
Laubwechsel, Desmarestia I. 357.

Laubwechsel, Laminaria I. 426.
Laudatea II. 375.
Laurencia I. 614. *615. II. 79. 148. 310. 313. 326. 329. 330. 334.
— obtusa I. *614. II. 150. *326.
— papillosa I. *614.
— pinnatifida I. *614. 615.
Laurencieae I. 613. 615.
Leathesia I. 377. 379. 381. 387. II. 293. 300.
— concinna I. 381. *382.
— difformis I. *381. II. *294.
Lebensbedingungen II. 165.
Lecanora II. 356.
Lejolisia I. 649. 675. 706.
— mediterranea I. *705.
Lemanea I. 537. 538. 575. *576. 577. 578. 612. 638. *640. 641. 642. 644. 647. 649. 651. 671. 679. 684. 685. 686. 731. 733. II. 119. 146. 168. 175. 198. 205. 212. 213. 266. 267. 283. 302.
— australis I. *576. *671.
— catenata I. *576.
— fluviatilis I. 730. 733. II. 214.
— fucina I. *576.
— nodosa I. *671.
— rigida I. *576.
— torulosa I. *685.
Lemaneaceae I. 730. 733.
Lemna I. 173. 229. 230. II. 313.
— trisulca I. 173.
Lenormandia I. 636. 637. 678. 708.
— angustifolia I. *677.
— marginata I. *636.
— Smithiae I. 636.
Leptonema I. 384. 386. 387. 462. II. 355.
— fasciculatum I. *385. II. *162.
— — var. flagellare I. 384. *385.
— lucifugum II. 354.
Leptosira I. 236.
Lessonia I. 424. 430. *431. 434. 436. 439. 441. 451. 452. 453. 454. 457. 458. 460. II. 142. 170. 175. 285. 290.
— fuscescens I. *432. *433. II. *290.
— litoralis I. 433. 451.
— nigrescens I. *431. 433.
Lessonieae I. 424. 430.
Lessoniopsis I. 433.
Letterstedtia I. 205. 206. 208.
Leucobryum II. 273.
Leveillea I. 483. 629. 630. 665. 675. 709. II. 277. 292. *293.
— jungermannioides I. *629. *644. 646. *665. *677. *709. II. *293.
Liagora I. 379. 555. 556. 685. II. 280.
Lichina II. 168.
Licht als formativer Reiz II. 235.
— — — — bei Antithamnion II. 238.
— — — — bei Bryopsis II. 236.
— — — — bei Fucaceae II. 236.
— — — — bei der Zoosporen- und Gametenbildung II. 250.
— bei der Kultur von Algen II. 390.
— Einfluß desselben II. 199.
Lichtschutzeinrichtungen II. 198.
Liemophora I. 103. *115. II. 100.
— flabellata I. *100. II. *281.
Liebmannia I. 379. *382.
Limnanthemum indicum I. 174. 176.
Lipoplasten der Dinoflagellaten I. 46.
Lithoderma I. 353. 357. 462. II. 21.
— fatiscens I. *357. *358. 469.
— fluviatile II. 175. 213.
— fontanum II. 175. 215. 219.
Lithophyllum I. 559. 560. *561. 562. 563. II. 80. 195. 300. 317.
— expansum I. *559. II. 194.
— Lenormandi II. 193. 195.
— Patena I. *561.
Lithosiphon I. 364.
Lithothamnion I. *560. 562. 563. 731. II. 80.
— glaciale I. 559.
— Mülleri I. *561. 562.
— polymorphum I. 562.
— ramulosum I. 559.
Literatur über die Algen außerhalb des Wassers II. 355.
— über die Anpassungen (Algen außerhalb des Wassers) II. 355.
— — — (äußere Formen) II. 303.
— — — (Epiphyten, Endophyten, Parasiten) II. 335.
— — — (Plankton) II. 350.
— — — (Symbiose) II. 374.
— über die Aphanochaetaceae I. 241.
— über die Bacillariaceae I. 131.
— über die Bangiales I. 534.
— über die Befruchtung II. 68.
— über die Botrydiaceae I. 27.
— über die Bryopsidaceae I. 308.
— über die Caulerpaceae I. 316.
— über die Chaetophoraceae I. 235.
— — (zweifelhafte) I. 239.
— über die Characeae I. 346.
— über die Chloromonadaceae I. 20.
— über die Chlorotheciaceae I. 29.
— über die Choristocarpaceae I. 479.
— über die Chromatophoren II. 124.
— über die Chroolepidaceae I. 254.
— über die Chrysomonadineae I. 16.
— über die Cladophoraceae I. 271.
— über die Codiaceae I. 302.
— über die Coleochaetaceae I. 247.
— über die Confervaceae I. 25.
— über die Conjugatae I. 89.
— über die Cryptomonadineae I. 32.
— über die Cutleriaceae (Vegetationsorgane) I. 405.
— über die Cylindrocapsaceae I. 212.
— über die Dasycladaceae I. 287.
— über die Derbesiaceae I. 309.
— über die Dictyotaceae I. 488.
— über die Dinoflagellata I. 50.
— über die Ectocarpaceae (Vegetationsorgane) I. 394.
— über die Endophyten II. 335.
— über die Entwickelung des Eies II. 57.
— über die Epiphyten II. 335.

Literatur über die Ernährung der Algen II. 160.
— über die Euglenaceae I. 34.
— über die formativen Reize II. 262.
— über die Formen (äußeren) der Algen II. 303.
— über die Florideae I. 729.
— über die Fucaceae I. 527.
— über den Generationswechsel II. 274.
— über die Halosphaeraceae I. 183.
— über die Hilfsmittel u. Arbeitsmethoden II. 393.
— über die Homologien II. 73.
— über die Hydrodictyaceae I. 196.
— über die Kerne usw. II. 92.
— über die Laminariaceae (Vegetationsorgane) I. 460.
— über die Lebensbedingungen II. 213.
— über die Oedogoniaceae I. 222.
— über die Parasiten II. 335.
— über die Phaeosporeae (Fortpflanzung) I. 472.
— über das Plankton I. 350.
— über den Polymorphismus II. 267.
— über die Prasiolaceae I. 211.
— über die Protococcaceae I. 176.
— über die Protosiphonaceae I. 180.
— über die Reizerscheinungen (Richtungsreize) II. 230.
— — (formative Reize) II. 262.
— über die Rhodophyceae I. 729.
— über die Richtungsreize II. 230. 262
— über die Scenedesmaceae I. 191.
— über die Schwärmer II. 37.
— über die Siphonocladiaceae I. 271.
— über die Spermatozoiden und Spermatien II. 43.
— über die Sphacelariaceae (Vegetationsorgane) I. 422.
— über die Sphaeropleaceae I. 200.
— über die Symbiose II. 374.
— über das System der Algen II. 23.
— über die Tetrasporaceae I. 163.
— über die Tilopteridaceae I. 475.
— über die Ulotrichaceae I. 204.
— über die Ulvaceae I. 208.
— über die Vakuolen II. 130.
— über die Valoniaceae I. 271.
— über die Vaucheriaceae I. 327.
— über die Vegetationsperioden II. 213.
— über die Volvocales I. 163.
— über den Zellinhalt (Chromatophoren) II. 124.
— — — (Kerne usw.) II. 92.
— — — (Vakuolen) II. 130.
— über die Zellwand II. 84.
Litoralregion II. 167.
Litorella II. 194.
Lobospira I. 488.
Löcher im Laub der Laminariaceae I. 456.
Lokalisierung der Tetrasporangien I. 653.
Lomentaria I. 564. 566. 655. 726. 727. 728. 729. 730. 731. II. 202. 277.
— articulata I. 564. *565. 566.
Lomentaris impudica I. 646. II. 175.
— kaliformis I. 733. II. 119.
Lophocladia I. 604.
Lophosiphonia I. 622. 623. 678.
— cristata I. *663.
— subadunca I. *677.
Lophothalia I. 599. 603. 604. 607. 608. 609. 611. 620. 637. 664. 732.
— hormoclados I. *606. 607.
— verticillata I. 607. *663. *677.
Lophothalieae I. 603. 604. 610. 611. 637. 662.
Lophurella I. 611.
Loriformes I. 491. 492. 542.
Lunularia II. 269. 271.
Lychnothamnus I. 328. 338.
Lycopodium I. 312.
Lymnaeus stagnalis II. 335.
Lysimachia nummularia I. *176. II. 322. *323. 324.

Macrocystis I. 424. 430. *431. 436. 439. 441. 443. 446. *447. 449. 451. 452. *453. 454. 457. 460. 461. 525. II. 76. 142. 170. 175. 285. 291.
— angustifolia I. 436. *437.
— luxurians I. 461.
— pyrifera I. 436. *437. *438. 461.
Magnesium als Nährstoff II. 133.
Maja II. 335.
Makrozoosporen, Chaetophoraceae I. 232. Ulothrix I. 199.
Mangan in Padina II. 138.
Marchantia I. 261. II. 239. 271.
— polymorpha II. 43.
Marchesettia spongioides II. *371. 375.
Marginaria I. 490. 491. 492. 499.
Marsilia II. 43. 256. 258. 263.
Martensia I. 596. II. 288.
— elegans I. *596.
Mastigocladus II. 186.
— laminosus II. 217.
Mastigophora I. 16. 164.
Mastigosphaera I. 153.
Mastophora I. 560.
Mediane (bei Bacillariaceae) I. 95.
Meerballen II. 246.
Meeresalgen außerhalb des Wassers II. 354.
Meeresleuchten I. 35.
Meeresplankton II. 338.
Megasporangien I. 472.
Mehrzellige Brutknospen I. 667.
Meiosporangien I. 472.
Melanthalia I. 554.
Melobesia I. 559. 560. *561. 562. 563. 655. 657. 674. II. 75. 294. 310. 334.
— callithamnioides I. *561. *667.
— corticiformis I. 657.
— deformans II. 331. 332.
— farinosa I. *561.
— membranacea I. *673.
— rosea I. *561.
— Thureti II. *330.
Melobesiaceae I. 732. II. 307.

Melosira I. *94. 95. 101. 102. 117. 122. 128. 129. 130. II. 100. 117. 180. 181. 182. 206. 207. 340. 342. 344.
— arenaria I. 121. 132.
— Borreri I. *128.
— nummuloides I. *128.
— undulata I. 105. *107. 115.
— varians I. *128.
Melosireae I. 132.
Membran der Zygoten II. 67.
Membranwachstum II. 81.
Mentha aquatica II. 313.
Meridion I. 99.
Merogonie II. 67.
Meroplankton II. 350.
Mesocarpus I. 52. 53. 67. II. 30. 67. 95. 96. 117. 129. 224. *225. 229. 242.
Mesochiton I. 520.
Mesogerron I. 203. 204. II. 96.
Mesogloea I. 377. 379. *382. 539. II. 189. 202. 284.
Mesogloeeae I. 377. 379. 384.
Mesogloeo-Chordarieae I. 352. 376. 540. II. 20.
Mesostigma I. 139.
Mesotaeniaceae I. 52. 53.
Mesotaenium I. 52. 53. 59. II. 8. 9. 54. 83. 128.
— Braunii I. *53.
— chlamydosporum I. *53.
— violascens I. 53.
Micrasterias I. *76. 82. II. 117.
Microcladia I. 588. 732.
Microdictyon I. 255. 260. 261. 266. 267. 268. 271. 542. 617. II. 14.
— Montagneanum I. *260.
— Spongiola I. 260. II. 301.
— umbilicatum I. 271. II. 285. 301.
Microglena I. 9.
Microspongium I. 465.
— gelatinosum I. 396. II. 294.
Microspora I. 22. 25. 203. 204. II. 105.
Microsyphar I. 353. 355. 356. II. 19. 306. *310. 311. 312. 336.
— Polysiphoniae I. 355. II. *306. 307. 310.
— Porphyrae II. *310. 312.
Microthamnion I. 236. 732. II. 387.
Mikrogonidien I. 233.
Mikroskopische Beobachtung II. 392.
Mikrozoosporen, Chaetophoraceae I. 232.
— Chroolepidaceae I. 253.
— Ulothrix I. 199.
Mischococcus I. 18. 27. 29. 227. II. 9. 280.
— confervicola I. *28. 29. II. *281.
Mittellamelle der Zellwand II. 75.
Monoblepharideae II. 13.
Monopylaria II. 368.
Monospora I. 666. *667.
Monosporangien der Tilopteridaceae I. 475.
Monosporen, Bangiaceae I. 530.
— Chantransia I. 535.
— Florideae I. 650.
— Thorea I. 568.
Monosporen, Tilopteridaceae I. 473. 475.
Monostroma I. *167. 205. 206. 207. 208. 362. II. 20. 58. 60. 67. *122. 123. 201. 286. 287. 289.
— bullosum I. 169. 205. 207. 208.
— fuscum I. *206. 207.
— Grevillei I. 207.
— — var. intestiniformis I. 207.
— — var. Vahlii I. 207.
— leptoderma I. 207.
— Wittrockii I. 207.
Morphologische Änderungen bei Kultur in organ. Nahrung II. 157.
Mougeotia I. 52. 56. *57. 62. 63. 67. 68. 240. II. 96. 254.
— calcarea I. *64.
— glyptosperma I. 64.
— mirabilis I. *64.
— scalaris I. *60. II. *95.
— Uleana I. 64. *65.
Mougeotiopsis calospora I. 64.
Mucorineae I. 203. II. 3.
Murrayella periclados I. *665.
Mutationen I. 122.
Mychodea I. 718.
Mycoidea parasitica I. 250. 254. II. 357.
Mycoideaceae I. 247. II. 298.
Myelophyceus I. 368. 395.
Myriactis I. 381. II. 312.
— Areschougii II. 336.
Myriodesma I. 491. 496.
Myrionema I. 351. 377. 383. 384. 462. 464. 469. 472. II. 79. 244. 294.
— vulgare I. *383.
Myrionemaceae I. 396. II. 264.
Myrionemeae I. 377. 382. 465. II. 298.
Myriophyllum spicatum II. 177.
Myriotrichia I. 361. 371. 373. 376. 462. 473. II. 20.
— clavaeformis I. 395. 469.
— densa I. *372.
— Protasperococcus I. 373.
— repens I. 371. *372. II. 204.
Myxochaete I. 232.
Myxomyceten I. 4.

Naccaria I. 579. 580. 718. 720. 733.
Naegeliella I. 12. II. 18. 120. 124.
— flagellifera I. *13. 14. 16.
Nährsalze, Wirkung auf die Fortpflanzung II. 253.
Nährstoffe, anorganische II. 133.
— organische II. 155.
— Wanderung II. 137.
Navicula I. 97. 98. 99. 116. 117. 122. 124. 128. 129. 131. II. 8. 100. 109. 158. 193.
— constricta I. 128.
— ostrearia I. 117.
Naviculeae I. 96. 99. 107. 108. 111. 113. 124. 125. 128. 129. 130. II. 8. 100. 165. 166.
Neapel II. 376.
Nemalieae I. 539. 567. 568. 649. 680. 684. 729. II. 104. 113.

Nemalion I. 537. *540. 541. 542. 544. 548. 567. 588. 642. 649. 651. 669. 680. *681. *684. 685. II. 17. 23. 41. 43. 46. 57. 78. 112. 168. 186. 189. 202. 284.
— multifidum I. *536. *539. 730. 733. II. *284.
Nemalionales I. 650. 683. 720. II. 270.
Nemastoma I. 539. 642. 649. *679. 688. 693.
— cervicornis I. *539.
Nemastomaceae I. 538. 539. 541. 542. 543. 546. 568. 569. 693. II. 70. 72.
Nemastomeae I. 539. 544. 694. 723.
Nemathecien I. 656.
Nemoderma I. 469. II. 68. 216.
— tingitana I. 357. *358. 473. II. 59.
Neomeris I. 273. 275. 276. 277. 278. 283. 285. 286. 287. II. 80.
— annulata I. 273. 276.
— dumetosa I. 273. *276. 287.
— Kelleri I. *276.
Nephrocytium I. *184. 185.
Nereia I. 377. 391. 393. 394. 404. II. 20. 277. *278.
— Montagnei I. *394.
Nereocystis I. 424. 435. 436. 452. *453. 454. 457. 458. 460. II. 76. 290. 291.
— Lütkeana I. *435. II. *291.
Netzalgen II. 284.
Netze unter den Planktonten II. 345
— zum Planktonfischen II. 380.
Neurocaulon I. 551. 552. 693.
Neurymenia I. 634. 635. 647. II. 285.
— fraxinifolia I. *635.
Neutrale Schwärmer plurilokulärer Sporangien I. 471.
Nipptiden, Zusammenhang derselben mit der Entwickelung und Befruchtung der Dictyotaceae I. 487.
Nitella I. 105. 241. 242. 243. 328. 329. *330. 331. 333. 340. 342. *343. 344. 345. II. 70. 75. 78. 129. 143. 144. 188. 194. 205. 277. 279.
— cernua I. 328.
— flexilis I. *340. *341. II. 92.
gracilis I. *330.
— syncarpa I. *330. 347.
Nitophylleae I. 591. 596. 597. 714.
Nitophyllum I. 596. 597. 659. 661. *715. II. 118. 150. 197. 313.
— Hilliae I. 715.
— laceratum I. *597. *715.
— punctatum I. *597. 659. *660.
— uncinatum II. 195.
Nitzschia I. *97. 98. 108. 116. 117. 122. 128. II. 158. 159. 182.
— linearis I. 121.
— paradoxa I. 128.
Noctiluca I. 50.
— miliaris II. 367.
Nordseeform von Polysiphonia nigrescens II. 231. 232.
Nostoc II. 78. 135. 157.
— punctiforme II. 136. 160.
Notheia I. 490. 491. 492. 512. *513. 514. II. 22.
— anomala I. 513. 527.
Nuphar II. 166.
Nymphaea II. 166.

Ochlochaete I. 222. 229. 230. 231. II. 296.
— ferox I. *229. II. *298.
Ochromonadaceae I. 5. 11. II. 18.
Ochromonas I. 5. 11. 18.
Odonthalia I. *611. *662. 675. *708.
— dentata I. *612.
Oedocladium I. 212. 215. 216. 217. 218. 220. 222. II. 83. 209. 236. 355.
— protonema I. 215. *216. 222. II. 354.
Oedogoniaceae I. 197. 212. II. 13. 37. 46. 60. 69. 113. 235. 255. 270. 272. 273.
Oedogonium I. 68. 133. 144. 163. 192. 212. *213. 214. 215. 216. 217. 218. 220. 221. 222. 240. 309. 670. II. 10. 13. 14. 25. 26. *31. 32. *33. 34. 35. 38. 43. 46. 47. 52. 68. 77. 83. 87. 90. 93. *94. 95. 111. 114. 129. 155. 176. 205. 229. 249. 252. 253. 255. 271. 272. 282.
— Borisianum I. *213.
— Boscii I. 218. *219. 220. 221. 222. II. *46.
— Braunii I. *219.
capillare II. 251.
ciliatum I. *219.
concatenatum I. *217.
diplandrum I. 220. 221. II. 46. 212. 250. 251. 282.
— gemelliparum I. *213.
— rufescens I. *217.
— tumidulum I. *213.
Öl als Assimilat II. 147.
Oikomonas Termo I. *3. 4.
Oligodynamik II. 184. 389.
Omphalophyllum I. 361. 362. 364. II. 286.
— ulvaceum II. *286.
Onoclea II. 43.
Onychonema I. 74.
— filiforme I. *74.
Oocardium II. 79. 80. 280.
— stratum I. *74. 91.
Oocystis I. 191.
Oogonien, Bangiaceae I. 532.
— Characeae I. 342.
Dictyota I. 486.
— Fucaceae I. 517.
— Haliseris I. 487.
— Oedogoniaceae I. 218.
— Padina I. 487.
— Taonia I. 487.
Opephyllum I. 596.
Ophiocladus I. 622. 623.
Ophiocytium I. 18. 21. 22. *23. 24. 25. II. 6. 79.
Organische Verbindungen, Wirkung auf die Fortpflanzung II. 254.
Ornithocercus I. 40. 43. 45. II. 348. 350.
— magnificus I. *39.

Ornithocercus splendidus II. *350.
Orobranche II. 18.
Oscillaria II. 119. 197. 207. 390.
Oscillarineae II. 215.
Oscillatoria II. 214.
Ostracoblabe II. 317.
Ostracoden II. 224.
Ostreobium II. 197.
— Queketii II. 316.
Ostseeform von Polysiphonia nigrescens II. 231.
Oxytoxinen I. 40.
Ozothallia nodosa II. 141.

Padina I. 483. 485. 624. II. 195. 242. 286. 287.
— Pavonia I. 480. *482. 483. 487. 488. II. 79. 85. 138. 225. 262.
Palmella II. 3. 11. 260. 261. 265. 266.
— cruenta I. 192. II. 119. 125.
— miniata I. 168.
Palmellaceae I. 16. 32. 164. 165. 169. 196. II. 176.
Palmellen II. 260.
— Chaetophoraceae I. 233. 234.
— Chlamydomonaden I. 144.
— Cylindrocapsa I. 212.
— Euglenaceae I. 34.
— Hydrurus I. 9.
— Tetrasporaceae I. 168.
— Ulothrix I. 202.
Palmellin II. 119.
Palmellococcus miniatus I. *183.
Palmodactylon I. 165.
Palmophyllum I. 184. II. 145. 195.
Pandanus II. 321.
Pandorina I. 6. 11. 134. 135. 150. 152. 153. 155. 157. 158. 159. 162. 163. II. 53. 72. 227.
— Morum I. *151. 165.
Paralcyonium II. 368.
Paramaecium II. 366. 367.
— Bursaria II. 366.
Paramylon II. 151.
Parasiten II. 304. 319.
Parasporen I. 666.
— -Früchte von Ptilota I. 667.
Parmelia parietina II. 157.
Parthenogenesis II. 255.
— männliche II. 68.
— Aphanochaete I. 241.
— Bryopsis I. 306.
— Chara I. 345.
— Chaetophoraceae I. 233.
— Chlamydomonadaceae I. 147.
— Chroolepidaceae I. 253.
— Closterium I. 88.
— Codium I. 301.
— Cosmarium I. 88. 89.
— Cutleria I. 471.
— Cylindrocapsa I. 212.
— Dictyotaceae I. 487.
— Ectocarpus siliculosus I. 470.
— Giffordia I. 471.
Parthenogenesis, Mesotaeniaceae I. 55.
— Phaeosporeae I. 470.
— Protosiphon I. 178.
— Ulothrix I. 200.
— Volvox I. 162.
— Zygnemaceae I. 70.
Parthenogonidien, Volvox I. 155. 163.
Parthenosporen, Cutleria I. 403.
— Ectocarpus Padinae I. 472.
— Giffordia Padinae I. 472.
Paulinella I. 30.
— chromatophora I. 32.
Pediastreae I. 192. 196.
Pediastrum I. 192. 193. 194. 195. 196. II. 11. 206. 207. 345.
— Boryanum I. *195. 196.
— clathratum II. 206. 345. *346.
— granulatum I. *195.
Peitschenformen II. 282.
Pelagophycus I. 424. 434.
Peltigera canina II. 375.
Pelvetia I. 489. 491. 492. 494. 495. 496. 516. 520. 526. 527. II. 47. *48. 51. 168. 169. 186. 203. 235. 244.
— canaliculata II. 354.
Penicillus I. *262. *292. 294. 295. 300. II. 15. 278.
Penium I. 73. 74. 75. 76. 78. 80. 81. 82. 86. II. 79. 97.
— interruptum II. 108.
— oblongum I. *72.
Pennatae (Bacillariaceae) I. 94. 95. 96.
Peplis Portula II. 313.
Peragallia II. 351.
Perennierende Florideae I. 647.
Perforierende Algen II. 313.
Peridineae I. 35. 41. 50. 51. 104. 105. II. 5. 7. 8. 81. 90. 91. 120. 126. 180. 335. 339. 340. 348. 350. 383.
Peridiniaceae I. 36.
Peridiniales I. 35.
Peridinin I. 45.
Peridinium I. 40. 48.
— acuminatum I. *49.
— divergens I. *42. *44.
— ovatum I. *42. 48.
— spiniferum I. *49.
— tabulatum I. *49.
Periodizität, Ursachen derselben II. 208.
Perionella I. 22. 23.
— Hyalotheeae I. 21. 25. 29.
Periplasma II. 30.
Periplast I. 4.
Perithalia I. 391.
Perizentralen von Polysiphonia I. 601.
Perizonium I. 130.
Peronospora II. 65.
Peronosporeae I. 253. II. 53.
Petrocelis I. 174. 557. 657. 695. 697. II. 294.
Petroderma I. 353. 356.
Petrospongium I. 382.
Peyssonnelia I. 557. 558. 656. 672. 696. II. 195. 244. 293. 302. 361.

Peyssonnelia rubra II. 194.
— squamaria I. *558. *656. *672. II. 194. *294.
Pfropfung II. 246.
Phacelocarpus I. 578. *724.
Phacotaceae I. 134. 147.
Phacoteae II. 9.
Phacotus I. 134. 147. *148. II. 7.
Phacus II. 152. 153.
— ovum II. 153.
— teres II. *152. 153.
Phaeococcus I. 12. II. 18.
— Clementi I. *14.
Phaeocystis I. 12. 14. 19. II. 18. 19.
— globosa I. 13. 14. 17. II. 188.
— Poucheti I. *13. 14. 16. II. 188. *341. 351.
Phaeodermatium I. 9.
Phaeophila I. 222. 227. 229. 231. *232. 233. 247. II. 310. 312.
— Floridearum I. 227. II. 310.
Phaeophyceae I. 224. 345. 348—528. 539. 572. II. 3. 4. 5. 18. 19. 21. 22. 26. 38. 84. 89. 101. 102. 103. 113. 116. 119. 120. 123. 127. 129. 138. 145. 146. 150. 151. 175. 195. 196. 244. 284. 296. 337.
Phaeophyceen im Süßwasser II. 175.
Phaeophyceenassimilate II. 150.
Phaeoplasten II. 101.
Phaeosaccion I. 361. 362. II. 292.
Phaeosporales I. 348.
Phaeosporeae I. 348. 349. 395. 396. II. 4. 19. 34. 71. 73. 78. 85. 125. 141. 176. 272. 356.
Phaeostroma I. 353. 355. II. 70. 308.
— aequale II. *312.
— Bertholdi I. 355. *356. II. 296. *299.
— fluviatile II. 334.
— pustulosum I. 355.
Phaeothamnion I. 12. 15. 16. II. 18. 19. 280.
— confervicolum I. *15.
Phalacroma I. 40.
— Mitra I. *39.
— vastum I. *46.
Phloeocaulon I. 416. 419. 420. 462.
— spectabile I. *419.
Phormidium II. 135.
Photische Region II. 193.
Phototaxis II. 220.
— von Volvox II. 222.
Phototropismus II. 225.
Phragmites II. 166.
— communis II. 177.
Phycastrum crenulatum I. *72. II. *97.
Phycobrya I. 346.
Phycocelis I. 356. II. 312.
— accidioides II. *311.
— fungiformis II. 311.
Phycochromaceae I. 125.
Phycochrysin II. 120.
Phycodrys sinuosa I. 597.
Phycoerythrin I. 537. II. 118.
Phycopeltis I. 247. 248. 249. 252. 253. 254. 356. II. 76. 357. 375.
Phycopeltis expansa II. *357. 358.
— nigra I. 249.
— Treubii II. *303.
Phycophaein II. 119.
Phycopyrrin I. 45. II. 120.
Phyllaria I. 424 429. 452. 457. 458.
— dermatodea I. *429. 430. 449. 454. 458.
Phyllitis I. 361. 366. 395. II. *122. 123. 286.
Phyllobiaceae II. 322.
Phyllobium I. 170. 175. 179. II. 11. 313. 322. 324.
— dimorphum I. *176. II. 322. *323. 324.
— incertum II. 324.
Phyllophora I. 546. 548. 554. 642. 644. 648. 657. 718. 730. II. 107. 124. 149. 197. 212. 231. 276. *327. 328. 334. 335.
— Brodiaei I. *543. 546. *554. *641. *648. II. 210. *211.
— membranifolia I. 546. 657. II. 210.
— rubens I. 554.
Phyllosiphon II. 147. 316. 324. 326. 334. 336.
— Arisari II. 324. 335. 336. 337.
Phyllospora I. 491. 492. 499. 500.
— comosa I. *500.
Physcia II. 361.
— parietina II. 356. 360. 374.
— stellaris II. 356.
Physiologische Versuche II. 393.
Physocytium I. 139.
Physoden II. 120.
Phytelios loricata I. 192.
Phytophysa II. 147. 332. 334.
— Treubii I. 180. II. 332. *333. 337.
Pilae marinae II. 246.
Pilayella I. 355.
— litoralis I. 355. 461. *463. 464. II. 210. 391.
— varia II. *102.
Pilea II. 332. *333. 334.
Pilidiocystis I. 191.
Pilinia I. 236. 239. II. 11. 336.
— diluta I. 226. 235
— maritima I. *236.
Pilostyles II. 328.
Pinnularia I. 107. 108. 110. 112. II. 99. 109. *110.
— viridis I. *93. *109. *113. II. *98.
Pithophora I. 255. 262. 265. 266. 272.
affinis I. *264.
— kewensis I. *265.
Pithophoraceae I. 272.
Pithyopsis I. 610. II. 277.
— tasmanica I. *610.
Placoneis I. 132. II. 125.
Placophora I. 405. 483. 624. *625. 627. 643. 664. 708. II. 303.
— Binderi I. *625. II. 273. 302.
Plankton II. 337.
Planktondiatomeae I. 92.
Planktonexpeditionen II. 377.
Planktonfang mit der Pumpe II. 382.
Planktoniella I. 95. II. 348.

Heterocontae, Acontae und Flagellatae.

Desmidiaceae **Zygnemaceae**

Chlorotheciaceae **Peridineae** **Diatomaceae** **Mesotaeniaceae**

Cryptomonadineae

Confervaceae **Botrydium**
(Conferva)
(Botrydiopsis)

Cyanomonas

Euglenaceae Zooxanthella

Chlorosaccus

Ochromonadaceae Hymenomonadaceae (Wysotzkia) Chromulina (mucicola)

Heterocontae, Acontae und Flagellatae.

Desmidiaceae **Zygnemaceae**

Chlorotheciaceae **Peridineae** **Diatomaceae** **Mesotaeniaceae**

Cryptomonadineae

Confervaceae **Botrydium** Cyanomonas

Conferva

Botrydiopsis

Euglenaceae Zooxanthella

Chlorosaccus

Chloramoeba **Grüne Flagellaten?**

Braune Flagellaten und Phaeophyceen.

Laminariaceae Cutleriaceae **Fucaceae**

Adenocystis Sporochnaceae

Dictyotaceae

Chorda

Gilfordia

Colpomenia Castagnea **Sphacelariaceae**

Sextosiphon

Asterocoelus **Ectocarpeae** Choristocarpus——Tilopterideae

Ascocyclieae

Phaeocystis Naegelella Phaeothamnion Hydrurus

Ochromonadaceae Hymenomonadaceae Chromulinaceae

eae

Volv Sphaeropleaceae Vaucheriaceae

? ?

Codiaceae Bryopsidaceae

Chlamydom Siphonocladiaceae Dasycladaceae ?

Chlorodendron ? Caulerpaceae

olep Valoniaceae

Polyblephari

rüne Flagellaten?

Chlorophyceen und deren Verwandte.

Florideae

Volvocaceae **Cylindrocapsa** **Oedogoniaceae** **Coleochaetaceae** **Sphaeropleaceae** **Vaucheriaceae**

Aphanochaetaceae

Scenedesmaceae Hydrodictyaceae Protosiphon **Codiaceae** **Bryopsidaceae**

Halosphaera

Chlamydomonadaceae **Protococcaceae** **Ulotrichaceae** **Chaetophoraceae** **Siphonocladiaceae** **Dasycladaceae**
Stigeoclonium)

Chlorodendron Caulerpaceae

Chroolepideae **Valoniaceae**

Tetrasporaceae

Polyblepharidaceae Ulvaceae Prasiolaceae

Bangiales

Eine Flagellaten?

Planktoniella sol I. *95. II. *349.
Planktonmenge, Bestimmung II. 383.
Planktonnetze II. 380.
Plasma, extramembranöses II. 81.
Plasmaströmung II. 87.
— bei den Characeae II. 88.
Plasmaverbindungen II. 75.
Platoma I. 539. 541. 544. 545. 568. 572. 573. 642. 693.
— Bairdii I. **540.** *541. 565. *694.
Platydorina I. 134. *150. **151.** 165. II. 340. 344.
Platylobium I. 492.
Platythalia I. 492. 501.
Pleodorina I. 134. 153.
— illinoisensis I. 165.
Pleonosporium I. 666.
Pleura I. 94.
Pleurocladia I. 355.
— lacustris I. 350. 395. 396. *463. 479. II. 175. 176. 216. 219.
Pleurococcaceae I. 169. 183.
Pleurococcus I. 145. **237.** 238. 239. II. 3. 113. 157. 178. 352. 355. 356. 359. 360.
— Beijerinckii I. 183.
— conglomeratus I. *183.
— miniatus I. *183.
— Naegelii I. *237.
— regularis I. 183. *184.
— simplex I. *237.
— vulgaris I. 183. *237. II. 160. 395.
Pleurosigma I. 97. 106. 107. 124. 132. II. **99.** 106. 109. 182.
— angulatum II. *99.
— giganteum II. *99.
— rigidulum II. *99.
— Spenceri II. *98.
Pleurotaenium I. 73. 74. 78. 82. II. 129. 223.
— Trabecula I. *72.
— turgidum I. *72.
Plocamium I. 417. **597.** 598. **661.** 726. II. 148. 194. 195. 240. 289.
— coccineum I. 597. *598. *646. 647. *661. *726.
Plön II. 377.
Plumaria I. **582.** 584. 585. 657. 703. II. 289.
— Harveyi I. 582. *583. *658.
— serrata I. *583.
— Shousboei I. *582.
Podolampas I. 43.
Pogotrichum I. 355. 361. **364.** 529. II. 266.
— tiliforme I. *349. *364.
— hibernicum I. 395.
Polarität bei Fucaceae I. 492.
Pollexfenia I. 483. 620. **624.** *625. 627. 664. *708. II. 293.
— cristata I. 665.
— pedicellata I. *625. 665.
Pollexfenieae I. 621. 707. 730.
Polster II. 293.
Polyblepharidaceae I. 134. **135.** 136. 138. 144.
Polyblepharideae I. 4. II. 9. 10.
Polyblepharis I. 134. 135. 136. 138. II. 6. 9. 11. 340.
Polyedrium I. 195. II. 207.
Polygonum amphibium II. 266.
Polyides I. 174. 264. **544.** 545. 558. 642. 653. 654. 656. 672. 694. 727. II. 119. 197. 276.
— rotundus I. *543. *641. *643. *672. *695.
Polymorphismus II. **265.**
Polyphysa I. 273. **279.** 280. 282. 283.
— exigua I. *284.
— Moebii I. *280.
— Peniculus I. 280.
Polysiphonia I. *230. 231. 580. 599. 601. *602. 603. 604. 605. **607.** 608. 609. 611. 612. 615. 617. 620. 621. 624. 625. 627. 630. 637. 638. 650. *662. 663. 664. 676. 678. 707. 708. 712. 731. 732. II. 76. 85. 107. 146. 150. 177. 182. 195. 197. 201. 202. 212. 237. 239. 244. 245. 277. 279. *306. *330. 334. 371. 388. 391.
— Dyllwini I. *606.
— elongata I. *604. *663.
— fastigiata I. *602. II. 85.
— fibrillosa I. 649.
— fruticulosa I. *604. 608.
— Hystrix I. 610.
— insidiosa I. *707.
— nigrescens I. *707. II. 148. 182. 186. 194. 231. *232.
— nigrita II. 304.
— paradoxa I. *663.
— rhunensis I. *600. *601. *676.
— sertularioides I. *602. *608. *711. II. 168.
— urceolata II. 202.
— violacea I. *602. II. 177.
— virgata II. 330.
Polysiphoniaceae I. 569.
Polysiphonieae I. **600.** 613. 637.
Polyspermie II. 65.
Polysporen I. 666. 667.
Polytoma I. 134. 139. 140. 141. 143. 144. 146. 147. 165. II. 9. 11. 227. 335.
— uvella I. *143. 164. II. 227.
Polytomeae I. 138. 164. II. 18.
Polyzonia I. **628.** 630. 646. 729. II. 292. 293.
— elegans I. *626. *627. **628.**
Polyzonieae I. **627.**
Poren in den Schalen der Bacillariaceae I. 105.
— in den Wänden der Desmidiaceae I. 75. 76. 77.
Porphyra I. **529.** 530. 531. 532. 533. 534. 596. II. *123. 124. 168. 177. 185. 187. 202. 287. *310. 313. 354.
— laciniata I. *531.
— leucosticta I. *531. 533. 534.
Porphyridium I. 191.
— cruentum I. **191.**
Porpita II. 368.
Posidonia I. 255. II. 145. 166. 175.

Postelsia I. 424. **434.** 461. II. 290.
— palmaeformis I. *434.
Potamogeton I. 173. II. 166. *313.
— pectinatus II. 177. 314.
Potentieller Gametophyt II. 274.
Prasinocladus I. 134. *137. **138.** 139. 238. II. 9. 280.
Prasiola I. 208. 209. 211. II. 12. 353. 357.
Prasiola crispa I. *209. 210.
— furfuracea I. 210.
— mexicana I. 208. *209. 210.
— Sauteri I. 208.
— stipitata I. 208. 210.
Prasiolaceae I. 197. 208. II. 12.
Prasioleae I. 529.
Pringsheimia I. 222. 224. 224. *230. **231.** 233. 242. 247. II. 296.
— scutata I. *230.
Prismenschicht I. 656.
Prokarp I. 679.
Prorocentricae I. 40. 41. 47. II. 7.
Prorocentrum I. 41.
— micans I. *41.
Protisten I. 3.
Protococcaceae I. 169. **170.** 183. 184. 192. 193. 196. II. 3. 4. 11. 12. 76. 77. 106. 176. 336. 352.
Protococcales I. 133. **169.** II. **10.** 74. 83. 84. 90. 95. 266. 386.
Protococcoideae I. 53. 163. 164. 191. 230. 239. II. 6. 10. 11. 19. 33. 72. 73. 114. 187. 188. 265. 267. 271. 322. 332. 341. 345. 359. 386. 387. 392.
Protococcus II. 3. 133. 139. 231. 265. 267. 352. 356. 360.
— caldariorum II. 157.
— nigricans II. 218.
— pluvialis I. 164.
— viridis II. 249.
— vulgaris II. 157.
Protoderma viride II. 265.
Protokützingia I. 637.
Protomastiginen I. 4.
Protoplasma II. 87.
Protoplasmaströmung II. 87.
— bei den Characeae II. 88.
Protosiphon I. 25. 177. *178. 179. 180. 266. 287. 319. II. 11. 27. 28. 29. *31. 53. 65. 66. 70. 71. 89. 90. 111. 126. 200. 209. 249. 250. 251. 255. 256. 258. 333. 354. 385.
Protosiphonaceae I. 170. **177.** 181.
Protozoa I. 16.
Pseudobryopsis I. 303. **304.** *305. 306. 307. II. 16.
— myura I. 306.
Pseudochantransia I. 651. II. 205. 213.
Pseudocodium I. 297. 298. 302.
— de Vriesei I. *298.
Pseudopleurococcus I. 238. 239.
Pseudoraphe I. 95. 99.
Psichohormium-Bildungen I. 24.
Pterocaulon I. 492.
Pterocladia I. 672.
Pteromonas I. 134. 148. 165.
Pteromonas alata I. 164. II. 79. 85.
Pterosiphonia I. *602. 621. 624. II. 289.
— complanata I. 620. *621. 624. *625.
— parasitica I. 620. *621.
— pennata I. 620. *621.
Pterosiphonieae I. **620.**
Pterota I. 584.
— plumosa I. *648. II. *211.
Pterothamnion I. 584. II. 200.
— crispum II. 237.
— floccosum I. 732.
— plumula I. 657. 732. II. 237.
Pterygophora I. 443. 445. 460.
Ptilopogon I. **419.**
— bryocladus I. *419.
Ptilota I. 584. **585.** 586. 590. 657. **703.** 730. II. 286. 289.
— dentata I. 658.
— elegans I. *667.
— pectinata II. 192.
— plumosa I. 584. *585. *658. *704.
— serrata I. 584. *648. *658. II. *211.
Pulvinaria I. 16.
Pumpe II. 382.
Punctaria I. 361. **362.** *363. 364. II. 166. 286.
Punctarieae I. 361. **362.** II. 19.
Punctario-Scytosiphoneae I. 352. **361.**
Pusulen der Dinoflagellaten I. 44.
Pycnophycus I. 492. **502.** 503. 517.
— tuberculatus I. *502.
Pyramimonas I. 134. **135.** 136. 182. II. 114. 127.
— tetrarhynchus I. *136.
Pyrenoide II. 111.
Pyrenoidstärke II. 113.
Pyrocystis Lunula I. 49.
— noctiluca II. 339.
Pyxilla II. 342. 343.
— baltica II. *342.
Pyxispora I. 67. 68.

Radiäre Rhodomelaceae I. **599.** 637.
Radiofilum I. 203.
Radiolarien I. 4. 30. 32. II. 351. 367. 368. 369. 370. 373. 374. 375.
Rafflesia II. 18. 328.
Rafflesiaceae II. 329.
Ralfsia I. 377. **383.** 384. 462. 557. 624. 642. II. 101. 294. 298.
— clavata I. *383.
— verrucosa II. *297.
Ramalina II. 361.
Ranunculus II. 200.
— divaricatus II. 279.
— fluitans II. 279. 291.
Raphe I. 95. 96. 97. 99.
— der Bacillariaceae I. **108.**
Raphidium I. **187.** II. 187. 265. 364.
— Braunii I. *186. 191.
— fasciculatum I. *186.
Reduktion der Chromosomen II. 56. 273.
Reduktionsteilung bei der Tetrasporenbildung II. 57.

Reinkulturen von Algen II. 386.
Reizbewegungen, Beeinflussung derselben II. 229.
Reizerscheinungen II. 220.
Reservestoffe II. 147.
— der Dinoflagellaten I. 46.
— stickstofffreie II. 147.
— stickstoffhaltige II. 154.
Rhabdonema I. 103. 128. 129. 130. II. 101. 109.
— adriaticum I. *103. *127.
— arcuatum I. *103. 105. *127. 129. II. *100. 101.
— minutum II. 101.
Rhabdonia I. 578. 642. 723.
— tenera I. *722. 732.
Rhizilia I. 302.
Rhizoclonium I. 255. 256. 261. 262. 264. 266. 271. II. 14. 129.
— Casparyi I. 177.
Rhizoiden der Characeae I. 337.
— der Cladophoraceae I. 262.
— bei Padina I. 485.
Rhizomastiginae I. 4. II. 18.
Rhizome der Cladophoraceae I. 263.
— der Florideae I. 642.
Rhizophyllideae I. 578. 653. 694. 695. 696.
Rhizophyllis I. 578.
Rhizosolenia I. 95. 103. 119. 120. 131. II. 342. 343. 346.
— hebetata II. 207.
— Hensenii I. *120.
— semispina I. *95. II. 207. *343.
— setigera I. 130.
— Sigma II. *343.
— Stolterfothii II. *343. 345.
— styliformis I. *103. II. *342.
Rhodocallis I. 586.
Rhodochaete I. 533.
— parvula I. *533.
Rhodochorton I. 652. II. 113. 308. 354. 355. 371.
— chantransioides II. *103.
— floridulum II. *103. 104.
— islandicum II. 354. 355. 356.
— membranaceum II. 103. *307. 308. 371.
— minutissimum I. *652.
— Rothii I. 731.
Rhodochytrium I. 174. II. 11. 18. 322. 324. 328. 334. 336.
Rhododermis I. 557. II. 319.
— parasitica I. 731. II. *297.
Rhodomela I. 603. 611. 619. 662. 664. 675. 678. *707. 708. *717. II. 195. 197. 212. 239. 328.
— Larix I. 374. *612. II. 312.
— subfusca I. *600. *612. *676. *711. II. 203. 231. *328.
— tenuissima II. 203.
Rhodomelaceae I. 345. 537. 538. 539. 593. 599. 638. 642. 643. 645. 647. 662. 675. 706. 716. 730. 732. II. 76. 85. 218. 239. 264. 355.
Rhodomeleae I. 591. 595. *602. 670. 678. 679. 700. 706. *708. *709. *711. 720. 729. II. 66. 70. 72. 76. 84. 198. 246. 272. 277. 304. 336.
Rhodomonas I. 30. 32.
— baltica I. *32.
Rhodopeltis I. 695. 696. II. 294.
Rhodophyceae I. 345. 535—733. II. 3. 17. 84. 116. 150. 175. 197. 244.
Rhodophyllidaceae I. 546. 720. 721. 723. 724.
Rhodophyllideae I. 538. 549. 578.
Rhodophyllis I. 597. 654. 720. 721. II. 194.
Rhodoplasten II. 103.
Rhodoplax Schinzii I. 192.
Rhodymenia I. 726. 728. 730.
— palmata I. *671.
— Palmetta I. *654.
Rhodymeniaceae I. 538. 546. 550. 564. 653. 724. 726. 728.
Rhodymeniales I. 683. 716. 724. 732.
Rhodymenieae I. 726.
Rhopalodia I. *97. 108. 122. *123. 124. II. 54. *55.
— gibba I. 124. 131.
Rhynchonema I. 64. 90. II. 58.
Ricardia II. 326. 327. 328.
— Montagnei II. *326.
Riccia II. 270.
Richteriella botryoides I. *187.
Richtungskörper II. 51.
— bei Conjugaten II. 53.
— bei Diatomeae II. 53.
Richtungsreize II. 220.
Riella I. 618.
Ringbildung („Jahresringe") bei Laminariaceae I. 451.
Risse im Laub der Laminariaceae I. 456.
Rohkulturen von Algen II. 385.
Roter Farbstoff bei Bryopsis I. 307.
Rovigno II. 376.
Rudicularia I. 267. 272.
Rytiphloea I. 634. 730. II. 148. 195. 276. 286.
— pinastroides I. *631.
— tinctoria I. 634.

Saccorrhiza I. 395. 424. 429. 430. 449. 458. 460. II. 89.
— bulbosa I. *429. 430. 460. II. 138. 319.
— dermatodea I. 461.
Sacheria I. 575. 577. 641. 671.
— mamillosa I. *671.
— rigida I. *576.
Sackformen II. 292.
Sackpusule I. 45.
Saisondimorphismus II. 207.
Salzgehaltsunterschiede, Wirkung derselben II. 177.
Sammelpusule I. 45.
Saprolegnia II. 30. 65.
Sarcodinen I. 4.
Sarcomenia I. 595. 659. 661.
— miniata I. 733.

Sarcophyceus I. 174. 491. 492. **514.** *519. 521. II. 332.
— potatorum I. 517. 528. II. 332.
Sarcophyllis I. 174. II. 313.
Sargasso-See II. 171.
Sargassum I. 489. 491. 492. *508. **509.** *510. 511. 523. 525. 527. 609. II. 60. 171. 188. 199. II. 202. 210. 244. 277. 279 280. 282. 285.
— Hornschuchii I. 509.
— linifolium I. *507.
Sauerstoff, Wirkung auf die Fortpflanzung II. 253.
Scaberia I. 490. **508.**
Scaphospora I. 473. *474. *476. 477.
— globosa I. 475.
— speciosa I. 474. *475.
Scelctonema I. 101. 120. 121. II. 206.
— costatum I. *101. II. 240. 262.
Scenedesmaceae I. 170. **183.** 193. 195. 196. II. 11. 188. 363.
Scenedesmus I. **185.** 186. 187. 188. 189. 203. II. 11. 135. 155. 156. 157. 265. 266. 364. 386.
— acutus I. *185. 187. 191. II. 157. 158. 161. 267. 395.
— caudatus I. *185. 187. 191. II. 158.
Schale der Bacillariaceae I. 103.
Schalenbau der Bacillariaceae I. 93.
— der Desmidiaceae I. 79.
Schalenstruktur der Bacillariaceae I. 105.
Scheiben II. 293.
Scheitelwachstum, Characeae I. 330.
— Cystosira I. 511.
— Cystosiro-Sargasseae I. 510.
— Fucus I. 494.
— Halidrys I. 510.
— Polysiphonia I. 601.
— Sargassum I. 511.
Schichtung der Zellwand II. 74.
Schistostega I. 7
Schizochlamys I. **184.** 208. II. 77. 83.
— gelatinosa I. *184.
Schizochlamysstadium von Monostroma I. 208.
Schizoglossum I. *715
Schizogonium I. 208. 209. 210. II. 353.
— murale I. *209.
Schizomeris-Stadium II. 267.
— Chaetophoraceae I. 234.
— Ulothrix I. *202.
Schizophyceae II. 206.
Schleim bei Bacillariaceae I. 113.
Schleimbildung der Desmidiaceae I. 77.
Schleimgänge der Laminariaceae I. 454.
Schließnetze II. 381.
Schmitziella II. 306. 307. 308. 310. 335.
— endophloea II. *307.
Schnee, roter II. 187.
Schüsselsteine, goldene II. 353.
Schwärmer II. 24.
— siehe auch: Entwickelung der Schw.
— Chromulina I. 7.
— Chlorophyceae I. 133.
Schwärmer, Dinoflagellaten I. 48. 49.
— Hydrurus I. 9.
— neutrale, plurilokulärer Sporangien I. 471.
Schweber unter den Planktonten II. 341.
Schwefel als Nährstoff II. 133.
Schwimmblasen bei Fucaceae I. 525.
— bei Halidrys I. 525.
— bei Laminariaceae I. 454.
Schwimmer unter den Planktonten II. 340.
Sciadium I. 18. 21. 22. 23. II. 6. 280.
— Arbuscula I. *23.
Scinaia I. **556.** 557. 673. **687.**
— furcellata I. *557. *686.
Scirpus II. 166.
Scotinosphaera II. 11. 322. 324.
Scytomonas pusilla I. *3.
Scytonema II. 358.
Scytosiphon I. *356. 361. 366. 395. 466. 648. 473. II. 19. 20. 101. 141. 142. 195. 201. 283. *299.
— lomentarius I. *365. 366. 466.
— pygmaeus I. *365. 366.
Scytosiphoneae I. 361. **364.** II. 19.
Scytothalia I. 490. 491. 492. 499.
Sebdenia I. 541.
Seeknödel II. 246.
Seirococcus I. 490. 491. 492. **498.** 499. 500. axillaris I. 498. *499. 528.
Seirogonidien I. 666.
Seirospora I. 652. 666. *667. 702. 732. II. 70.
Seirosporen I. 666.
Selenosphaerium I. 189.
Septenbildung bei Bacillariaceae I. 105.
Sertularia I. 7. II. 308. 371.
— pumila II. *307.
Sexualorgane der Florideae I. **668.**
— der Fucaceae I. 517.
— der Rhodophyceae I. 668.
Sicherung der Befruchtung II. 58.
Sida crystallina II. *52.
Siebzellen der Fucaceae I. 525.
— der Laminariaceae I. 451.
Silicoflagellata I. 32. II. 351.
Silizium als Nährstoff II. 137.
Siphonales I. 134. **291.** II. **15.** 79. 80. 81. 87. 89. 95. 126. 147. 154.
Siphoneae I. 231. 271. 287. 345. 599. 617. 637. 682. II. 3. 6. 15. 16. 24. 34. 58. 73. 74. 79. 80. 84. 87. 88. 90. 95. 113. 124. 130. 134. 147. 166. 175. 188. 195. 225. 236. 240. 241. 245. 246. 255. 263. 269. 270. 271. 277. 280. 315. 326.
Siphonocladiaceae I. 253. 255. **267.** 272. 273. 588. II. 14. 15. 16. 24. 92. 106. 164. 264. 373.
Siphonocladiales I. 134. **255.** II. **14.** 15. 74. 79. 80. 87. 89. 126. 147. 154.
Siphonocladus I. 255. **267.** 269. II. 14. 15. 241. 316.
— pusillus I. *267. 269.
— psyttaliensis I. 267.
Sirogonium I. 52. 56. 63. 65. 67. 68. 69.
— stictinum I. *66. *70.

Solieria I. 549. 654. 723.
— chordalis I. *550. 649. *721.
Soranthera I. 361. **374.** *375. 376. 394. 462. 517. II. 20. 292. 293. 300. 312. 313. 335.
Sorapion I. 357.
Sorastrum I. 189. 192.
Sorocarpus uvaeformis I. 373. 395.
Spalten im Laub der Laminariaceae I. 456.
Spatoglossum I. **488.**
Spencerella I. 659.
— australis I. 730.
Spermatangium I. 669.
Spermatien, siehe Entwickelung der Spermatien.
— der Bangiaceae I. 532.
Spermatochnus I. 377. 387. 391. 580.
— paradoxus I. *349. **387.** *388.
Spermatozoiden, siehe Entwickelung der Spermatozoiden.
Spermothamnion I. 582. 645. 675. *705. 706. II. 237. 301.
— flabellatum I. *644. *674. *705. II. 238.
— roseolum I. 649.
Spezialisierung der Parasiten II. 334.
Sphacelaria I. 408. **409.** 414. 416. 423. 469. 479. 544. II. 21. 22. 73. 84. 87. 91. 103. 107. 150. 248. 301. 319. 320.
— bracteata I. *410. 414.
— caespitula II. 319. *321.
— cirrhosa I. *406. *412. 414. 422. *466. 534.
— — var. aegagropila II. 247. 264.
— furcigera I. *412. 414. *415.
— Harveyana I. 469.
— Hystrix I. 409. 414. *415. 469. II. 19.
— olivacea I. *408. 411. 414. *415. 416.
— plumigera I. 409. *410. 412. 414.
— plumula I. *415.
— pulvinata I. 409. II. 319. *321.
— racemosa I. *406. 409. *410. *412. 414.
— radicans I. 409. 411. 422. II. 292.
— Reinkei I. *410. 411. 414.
— tribuloides I. 414. *415. II. 168.
Sphacelariaceae I. 349. **405.** 465. 469. 473. 478. 510. 609. 667. II. 21. 70. 93. 113. 126. 298. 322. 336.
Sphacelariceae I. 407. **408.** 417. 464. 477. 478. 479. 509. II. 21. 22.
Sphacella I. **408.** 414. 422. 473. 478. 479. II. 21.
— subtilissima I. *408.
Sphaceloderma I. 422. II. 21. 294.
— helgolandicum I. 409.
Sphaeranthera I. 731.
Sphaerella I. 134. 135. 139. 141. 149. 162. 165. II. 9. 155.
— nivalis I. 135. II. 187.
— pluvialis I. 135.
Sphaerococcaceae I. 538. 546. 548. 578. 653. 672. **724.** 726.
Sphaerococcus I. 578. 725. II. 276. 361.
— coronopifolius I. *725. 731.
— lichenoides II. 148.
Sphaerocystis I. 165. 239. II. 341.
Sphaerocystis Schroeteri I. 168.
Sphaerophoron II. 361.
Sphaeroplankton II. 339.
Sphaeroplea I. 192. 291. II. 14. 38. **44.** 46. 48. 53. 66. 67. 69. 90. 94. 112. 176. 271. 273. 353.
— annulina I. 288. *289. 290. 291. II. *44. 92.
— — var. Braunii I. 288. *289. 290. II. 45. **65.**
— — — crassisepta I. 288. *289. 290. II. 45.
Sphaeroplea Braunii I. 288. *289. 290. II. 45. **65.**
— crassisepta I. 288. *289. 290. II. 45.
Sphaeropleaceae I. 255. **288.** II. 37. 270.
Sphaerosira I. 161.
Sphaerozoën I. 32.
Sphaerozoiden II. 375.
Sphaerozosma I. *74. 76. 78.
Sphaerozyga I. 74.
Sphondylomorum siehe Spondylomorum.
Sphondylothamnion I. 706.
— multifidum I. *705.
Spilanthes II. 324.
Spiralstellung der Seitenorgane der Florideen I. 605.
Spirogyra I. 52. 53. 56. *57. 58. 59. 60. *61. 62. 63. 65. 67. 68. 69. 71. 72. 79. 81. 85. 87. 88. 89. 90. 91. 104. 125. 141. 262. 288. 327. II. 32. 51. 55. 57. 58. 61. 65. 66. 67. 68. 88. 90. 91. 92. 93. *96. 103. 108. 110. 111. 114. 116. 117. 125. 126. 129. 133. 135. 142. 147. 155. 156. 157. 161. 175. 177. 178. 180. 181. 182. 183. *184. 185. 193. 205. 214. 216. 227. 230. 242. 252. 256. 258. 282. 342. 385. 395.
— adnata II. 168. 282. *283.
— communis II. 59.
— crassa I. 65. II. 188.
— fluviatilis I. 52. 56. II. 231. 240.
— groenlandica I. 70. 91.
— Heeriana I. 65. *66.
— inflata I. 65.
— longata II. 218.
— majuscula I. 72. II. 115.
— mirabilis I. 55. *71. II. 256.
— nitida II. 131. 163. 218.
— orbicularis I. *61.
— princeps I. 90. II. 230.
— protecta I. 72.
— quinina I. *59.
— rivularis II. 193.
— varians I. 70. *71.
Spirotaenia I. 52. 53. **54.** 55. 86. 89. 90. II. 81. 96. 106.
— condensata I. **54.** *55. 89.
— obscura I. 55.
— truncata I. 55.
Splachnidium I. 361. **376.** 514. II. 22.
— rugosum I. 395.
Spondylomorum I. 134. 148. *149. 150. 163. II. 9. 10.

Spongilla I. 170. II. 375.
— fluviatilis II. 367. 371.
Spongocladia I. 268. 269. 271. 272. II. 15. 373. 375.
— vaucheriaeformis II. 373.
Sporangien, Laminariaceae I. 458.
— Phaeosporeae, plurilokuläre I. 350.
— — unilokuläre I. 359. 462.
— Sphacelarieae I. 413.
— Tilopteridaceae, plurilokuläre I. 474.
— — unilokuläre I. 474.
Sporochnideae I. 391.
Sporochnus I. 377. 389. 391. 393. 394. II. 20. 277.
— pedunculatus I. *392. II. 202.
Sporocladus I. 236.
— fragilis I. *236.
Sporophyt I. 537. II. 269.
— Antithamnion I. 703.
— Batrachospermum I. 683.
— Callithamnion I. 701.
— Caulacanthus I. 688.
— Ceramium I. 703.
— Chaetangieae I. 687.
— Chylocladieae I. 725.
— Corallinaceae I. 696.
— Dasya I. 710.
— Delesseriaceae I. 713.
Dermonema I. 686.
— Dudresnaya I. 688.
Galaxaura I. 687.
— Gelidium I. 688.
— Gigartineae I. 717.
Gloeosiphoniaceae I. 697.
— Griffithia I. 704.
— Halarachnion I. 693.
Harveyella I. 716.
— Lejolisia I. 706.
— Lemanea I. 685.
— Nemalion I. 684.
Polysiphonia I. 707.
Ptilota I. 703.
— Rhizophyllideae I. 694.
— Rhodomelaceae I. 706.
— Rhodophyllidaceae I. 720.
— Rhodymeniaceae I. 726.
— Scinaia I. 687.
— Sphaerococcaceae I. 724.
— Squamariaceae I. 695.
Wrangeliaceae I. 719.
Springbrunnentypus I. 538. 539.
Springtiden, Zusammenhang derselben mit der Entwickelung und Befruchtung der Dictyotaceae I. 487.
Spritzzone II. 168.
Sproßknöllchen der Characeae I. 335.
Spyridia I. 588. 591. 601. 604. 605. 607. 608. 609. 637. *658. 659.
— filamentosa I. *590.
— villosiuscula I. *590.
Squamariaceae I. 557. 559. 695. 697. 732.
Stabformen des Planktons II. 340.
Stäbe unter den Planktonten II. 342.
Stärke als Assimilat II. 147.
Stammbaum, Akinetosporeae I. 473.
— Chaetophoraceae I. 222.
— Fucaceae I. 492.
— Heterocontae I. 18.
— Laminariaceae I. 424.
— Mesogloeo-Chordarieenreihe I. 376.
— Protococcaceae I. 170.
— Punctario-Scytosiphoneen-Reihe I. 361.
— Volvocales I. 134.
— Zygnemaceae I. 56.
Stapfia I. 167.
Stationen, schwimmende II. 377.
Staurastrum I. 73. 74. 90. II. 97.
— bracchiatum II. 345. *346.
— crenulatum I. *72. II. *97.
Staurogenia I. 190.
— Lauterbornii I. *190. II. *341.
Staurospermum I. 67. II. 254.
Stenocladia I. 579.
Stenogramme I. 718.
— interrupta I. 731.
Stenohalin II. 179.
Stenophotisch II. 193.
Stentor I. 170. II. 366.
— polymorphus II. 366.
Stephanocontae II. 13.
Stephanodiscus II. 340.
— Hantschianus II. 346. *347.
Stephanoon I. 150.
Stephanopyxis I. 101. 121.
— Palmeriana I. *101.
Stephanosphaera I. 134. 149. 150. 158. 162. 163. II. 58. 353.
— pluvialis I. *149. 164. II. 356.
Stichidien I. 661.
Stichococcus I. 203. 204. II. 133. 135. 136. 156. 158. 159.
Stickstoff als Nährstoff II. 135.
Stictyosiphon I. 361. 364. 366. 367. 369. 373. 395. II. 142.
— tortilis I. *365.
Stigeoclonium I. 222. 224. *225. 226. 228. 229. 230. 231. 233. 234. 235. 238. 242. 249. 327. 535. II. 13. 94. 130. 139. 205. 231. 236. 249. 251. 253. 261. 267. 356.
— flagelliferum I. 235.
— insigne I. 235.
— lubricum I. *225.
— polymorphum I. *232.
— protensum I. *225.
— setigerum I. 234.
— stellare I. 234.
— tenue I. *225. II. 231. 239. 250. 313.
— terrestre II. 354.
— variabile I. 234.
Stilophora I. 377. 387. 389. 391. 514.
— rhizoides I. *390.
Stoechospermum I. 488.
Stomatochytrium I. 174.
Strauchform II. 276.
Streblonema I. 353. 355. 377. 379. 384.
— aequale II. *312.
— fluviatile II. 178. 308.

Streblonema sphaericum I. *355.
Streblonemopsis I. 356. II. *331. 332.
— irritans II. *331. 332. 337.
Streifung der Zellwand II. 74.
Strepsithalia I. 377. 379. 380. 382. 386. 396. 462.
— Liagorae I. *379.
Streptotheca II. *343. 344.
Striaria I. 361. 373.
— attenuata I. *372.
Striatella II. 109.
— unipunctata II. 100. *101.
Strigula II. 357. 358. 361. 375.
— complanata I. 254. II. *357. 375.
Stroma II. 115.
Stromatocarpus II. *330. 334.
Struvea I. 260. 267. *268. 269. 272. 617. II. 14. 15. 16. 74. 285. 286. 287. *288. *372. 373.
— delicatula I. 239.
— minutula II. 373.
— ramosa I. 268.
Stützzellen der Oedogoniaceae II. 52.
Stufenfänge II. 381.
Stylochrysalis I. 11.
Stypocauleae I. 407. 416. 422.
Stypocaulon I. 417. 418.. 419. 420. 421. 422 II. 170. 195.
— funiculare I. 418. *419.
— scoparium I. *417. 418. *419. II. 236.
Sublitorale Region II. 167.
Substrat II. 165.
Süßwasserplankton II. 338.
Surirella I. 98. 99. 108. 117. 118. 119. 124. 125. 126. 128. 131. II. 55. 101. 110.
— calcarata I. *98. *108. *118. II. *102.
— elegans I. 104.
— saxonica I. *125. II. 54.
— striatula I. *98.
Sycamina nigrescens I. 11. 17.
Sykidion I. 170. 172. 175. II. 10.
— Droebakense I. *172.
Symbiose II. 356.
— von Algen und Pilzen II. 356. 373.
— von Algen und Tieren II. 361.
Symphoricoccus radians I. 386.
Symphyocarpus I. 357.
Symphyocladia I. 620. *625.
Synerypta I. 6. II. 18.
— Volvox I. 11. *12. II. 340.
Syndetocystis II. 345.
— barbadensis II. *344.
Synedra I. 99. 110. 115. 127. 128. 129. 130. II. 100. 340. 342.
— affinis I. *126. 127.
— gracilis I. *100.
— hyalina I. 132.
— superba I. *99. *100.
— Thalassothrix II. *343.
Synura I. 11.
— Uvella I. 11.
System der Acontae II. 8.
— der Akinetosporeae II. 21.
— der Algen II. 3.
System der Bangiales II. 12.
— der Chaetophoreen-Reihe II. 13.
— der Chrysomonadineae II. 18.
— der Cryptomonadineae-Peridineae II. 6.
— der Cyclosporeae II. 21.
— der Florideae II. 17.
— der Heterocontae II. 6.
— der Phaeophyceae II. 19.
— der Phaeosporeae II. 19.
— der Protococcales II. 10.
— der Rhodophyceae II. 17.
— der Siphonales II. 15.
— der Siphonocladiales II. 14.
— der Ulotrichales II. 11.
— der Ulotrichales, oogamen II. 13.
— der Volvocales II. 9.

Tabellaria I. 99. 103. 114. 115. II. 100. 345.
— fenestrata I. *115. 132. II. 348. 351.
— — var. asterionelloides II. 351.
— flocculosa I. *114.
Taenioma I. *593. 595. 659. *660. 661. 662.
Taeniophyllum I. 659.
Taonia I. 480. 483. 485. 487. 488. 489. II. 119. 137.
— atomaria I. 480. 483. 486. 487. 489.
Taucherapparat II. 378.
Teilung der Closterien I. 81.
— der Desmidiaceae I. 79.
— der Pyrenoide II. 114.
Teilungsgesetze der Bacillariaceae I. 121.
Telephoreae II. 358. 375.
Temnogametum I. 67. 68.
Temperatur, Einfluß derselben II. 186.
— Einfluß auf die horizontale Verbreitung der Algen II. 188.
— Einfluß auf die vertikale Verteilung der Algen II. 188.
— als formativer Reiz bei der Zoosporen- und Gametenbildung II. 250.
— bei der Kultur von Algen II. 390.
— der Ostsee II. 189.
— der Süßwasserseen II. 189.
Tetraëdron I. 196.
Tetramonas socialis I. 165.
Tetraploporella I. 273. 287.
— Remeši I. 287.
Tetraspora I. 134. 165. 167. 168. II. 6. 10. 12. 155. 265.
— lubrica I. 166. 169. 208.
Tetrasporaceae I. 134. 165.
Tetrasporeae I. 145. 146. II. 9. 12. 83.
Tetrasporen I. 535.
— Ceramiaceae I. 657.
— Corallinaceae I. 655.
— Delesseriaceae I. 659.
— Dictyotaceae I. 485. 487.
— Florideae I. 651.
— Gigartinaceae I. 657.
— Peyssonnelia I. 656.
— Plocamium I. 661.
— Rhodomelaceae I. 662.
Thalassicolliden II. 375.

Thalassiocolla II. 368.
Thalassiophyllum I. 439. 441. 451. 456. 460. 461. II. 288.
— Clathrus I. *440. *441.
Thalassiosira I. 102. II. 345.
— Clevei I. *101. II. *344.
Thalassiothrix II. 383.
— longissima II. 342.
Thamnoclonium decipiens II. 373.
— flabelliforme II. 373.
Theca der Bacillariaceae I. 93. 94.
Thelidium minutulum II. *358. 359.
Thermotaxis II. 228.
Thermotropismus II. 228.
Thorea I. 567. 568. 731. 732.
— ramosissima I. *567. 732. II. 175. 217. 219.
Thuretella I. 569. 571. 572. 573. 579. 605.
— Shousboei I. *570. *699.
Thuretia II. 286. 288. 617.
— quercifolia I. *618. II. *285.
Tichocarpus I. 723.
Tiefseeexpeditionen II. 377.
Tilopteridaceae I. 473. 479.
Tilopterideae I. 472. II. 21. 22. 70. 125. 129. 130.
Tilopteris I. 473. 475. 477. II. 87. 166.
— Mertensii I. 476.
Tolypella I. 328. 340.
Tolypellopsis stelligera I. 335.
Tolypiocladia I. 610.
— glomerulata I. *604. *610.
Transapikalachse I. 95.
Transplantation II. 246.
Transport von Algen II. 385.
Transversale (bei Bacillariaceae) I. 95.
Trentepohlia I. 236. 247. 248. 249. 252. 254. II. 75. 267. 356. *270. 371.
— annulata I. 252.
— aurea I. 248. 249. *251. 252. 253. II. 298. 355. 358.
— bisporangiata I. 249.
— Bleischii I. *251. 252.
— cyanea I. 249.
— germanica II. 357.
— Jolithus I. 248. 249. II. 35.
— moniliformis I. 249.
— spongophila I. 236. 239. II. 371.
— umbrina I. 248. 249. *251. 252. 253. II. 355. 358.
— uncinata I. 249.
Trentepohliaceae II. 375.
Triceratium I. 95.
— Favus I. *94. *105. 106. 132.
Trichogyne I. 679.
Trichophilus I. 236. 239. II. 318. 319.
— Neniae II. 336.
Trigenea I. 611.
Triploporella I. 273. 277. *278. 283.
Triploporelleae I. 273. 277.
Trochiscia II. 33. 36.
Trommelformen des Planktons II. 340.
Trophoplasma II. 87.
Trumpet-hyphae I. 448. 452.
Tuber II. 17.
Tüpfel der Rhodomelaceae I. 601.
Tuomeya I. 537. 575. 578. 641. 649. 668. 671. 679.
— fluviatilis I. 733.
Turbinaria I. 492. *509. 516. 527. II. 277. 279. 292.
Turgor bei verschiedener Zusammensetzung des Mediums II. 179.
— des Bacillariaceenzellen I. 117.
Tuschegelatineprismen II. 391.

Udotea I. 291. 294. 295. 296. 300. 301. 552. *561. II. 147. 195. 241. 286. 287.
— Desfontainei I. *293. *294. 295.
Übersicht über die Fortpflanzungsorgane der Phaeosporeae I. 461.
Übersommerung von Hydrurus I. 9.
Ulopteryx I. 443.
Ulothrix I. 20. 22. 25. 141. 146. 148. 179. 197. 198. *201. *202. 203. 204. 206. 211. 212. 217. 231. 233. 234. 235. 238. 471. 529. II. 6. 11. 12. 13. 14. 19. *24. 26. 27. 29. *33. 34. 36. 53. 58. 67. 69. 71. 72. 77. 83. 93. 95. 101. 105. 111. 128. 133. 136. 138. 168. 187. 201. 205. 209. 249. 251. 253. 255. 258. 259. 261. 266. 282. 386.
— flaccida I. 203. 204.
— implexa I. 201.
— moniliformis I. *202.
— mucosa I. *201. *202.
— Pringsheimii I. 201.
— subtilis I. 201.
— subtilissima I. *201.
— tenerrima I. *201.
— tenuis II. 226.
— zonata I. *198. *200. 204. II. 130. 205. 222. 250.
Ulotrichaceae I. 197. 198. 205. 208. 210. 212. 222. 235. 241. II. 11. 12. 13. 73. 74. 77. 106. 113. 176.
Ulotrichaceenreihe I. 197. 198.
Ulothrichales I. 134. 172. 197. II. 11. 24. 87. 89. 95. 147. 176.
— oogame II. 13.
Ultricheae II. 267.
Ulva I. 205. 206. 207. 237. 362. 520. II. 12. 20. 58. 60. 71. 93. 101. 141. 177. 178. 179. 181. 182. 185. 195. 242. 286. 287.
— „bullosa“ II. *93.
— Lactuca I. *205. II. *286.
Ulvaceae I. 197. 205. 231. 361. II. 11. 12. 106. 176.
Ulvella I. 222. 224. 229. 230. 232. 233. II. 294. 334.
— americana I. 235.
— fucicola II. 319. *320.
Untersuchungsfahrten II. 377.
Uredineae II. 267.
Uroglena Volvox I. 12.
Uronema I. 25. 203. 204.
Urospora I. 261. 262. *263. 266. II. 282.
— incrassata I. 180.

Urospora Wormskioldii II. *283.
Ursachen der Periodizität II. 208.
Ursprung der Algen I. 3.
Usnea barbata II. 361.
Ustilagineae I. 203.

Vacuolaria I. 18.
— virescens I. *19.
Vakuole II. 126.
— Gerbsäure II. 129.
— Gipskristalle II. 130.
— Oxalatkristalle II. 130.
— Physoden II. 129.
— pulsierende II. 25. 127.
— Zellsaft II. 128.
Valonia I. 177. 180. 255. 261. 269. 271. 272. 315. 316. II. 14. 28. 58. 74. 83. 85. 90. 91. 133. 139. 181. 195. *241. 293.
— macrophysa I. 270.
— ovalis I. 270.
— utricularis I. *269. *270. 271. II. 92. 163. 194.
— — var. aegagropila II. 247.
— ventricosa I. 270.
Valoniaceae I. 255. 266. 269. 292. II. 78.
Valva I. 94.
Valvarebene I. 94.
Vampyrella II. 375.
Vanessa urticae II. *53.
Vanvoorstia I. 595. II. 286. 288.
Vaucheria I. 122. 133. 163. 311. 317. 318. 319. 320. 321. 324. 327. 669. 682. II. 10. 16. 23. *24. 25. 26. 32. 37. 38. 40. 41. 49. 51. 52. 57. 58. 59. 62. 64. 65. 66. 69. 73. 79. 82. 87. 90. 106. 113. 116. 129. 133. 135. 147. 155. 157. 161. 176. 178. 187. 205. 209. 223. 225. 227. 235. 241. 242. 247. 249. 252. 253. 254. 255. 257. 271. 272. 274. 293. 300. 353. 354. 357.
— aversa I. 323. 326. II. *50. 51. 59.
— caespitosa I. 327.
— clavata I. 317. 320. II. 240. 250. 251. 253.
— de Baryana I. 324. 327. II. 41. 86.
— dichotoma I. 317. *322. 323. 324. 326. 327. II. 16. 41.
— geminata I. *318. 319. 321. 326. 327. II. 51. 259.
— hamata I. 327.
— megaspora I. 319.
— ornithocephala I. 320. 321. 323.
— piloboloides I. 317. 321. *323. 324. II. 41.
— polysperma I. 320. 321.
— racemosa I. 321.
— repens I. *320. II. 249. 251. 253.
— sericea II. 249.
— sessilis I. 319. 320. *321. 323. 324. *325. 326. 327. II. *40. 41. *49. 50. 51. 59. *64. 160. 188. 225. 354.
— sphaerospora II. 23.
— synandra I. *325.
— terrestris I. 323. II. 250. 353.
Vaucheria Thureti I. 317. 321. *322. 323. 324. 326. 327. II. 41.
— uncinata I. 321. *322.
Vaucheriaceae I. 291. 317.
Vegetationsorgane der Dictyotaceae I. 480.
— der Fucaceae I. 492.
— der Phaeosporeae I. 350.
— der Zygnemaceae I. 56. 57.
Vegetationsperioden II. 201.
— des Benthos im Mittelmeer II. 201.
— — — in den Nordmeeren II. 202.
— — — in der Nord- und Ostsee II. 201.
— — — im Süßwasser II. 204.
— des Plankton II. 206.
Vegetationspunkt, interkalarer, von Laminaria I. 426.
Vegetationszeit der Diatomeae I. 92.
Velella II. 368. 369.
Verkalkung der Dasycladaceae I. 273.
Verletzungen der Fucaceae I. 526.
Vermehrung von Phaeocystis I. 13.
Verrucaria II. 168.
Verschmelzung von Geschlechtszellen II. 62.
— von Heterogameten II. 63.
— von Isogameten II. 62.
Verteilung der Antheridien und Oogonien der Fucaceae I. 517.
— der Fortpflanzungsorgane der Florideae I. 649.
— der Sporangienformen der Phaeosporeae I. 461.
— der Tetrasporangien I. 653.
Verwandtschaft der Characeae I. 345.
Verwundungen als formative Reize II. 241.
Verzögerung der Kernverschmelzung II. 65.
Verzweigung der Polysiphonieen I. 603.
Vidalia I. 618. 634. 635. 662. 665. *708. 729. 730.
— volubilis I. *635. *665.
Volvocaceae I. 134. 138. 148.
Volvocales I. 133. 134. II. 9. 10. 87. 90. 95. 127. 147. 266.
Volvocineae I. 11. II. 3. 4. 5. 6. 9. 10. 23. 24. 37. 69. 72. 73. 89. 176. 209. 221. 223. 230. 255. 271. 337. 339. 340. 350. 353.
Volvox I. 11. 111. 134. 135. 141. 150. 152. 153. 155. 156. 159. 161. 162. 163. 164. 165. 321. II. 9. 10. 37. 38. 47. 53. 69. 72. 76. 77. 125. 129. 136. 164. 208. 220. 221. 222. 224. 225. 226. 229. 230. 337. 340. 353.
— aureus I. 135. 152. 153. *155. 156. *157. 159. *160. 161. 162. 165.
— globator I. 135. 152. 153. *155. 156. *157. 159. *160. 161. 165. II. 86.
— minor I. 153. 156. 164.
— tertius I. 156. *157. 161.
Vorkeim, Characeae I. 335
— Lemanea I. 640.
Vorkeimbildung I. 638.
Vorkommen von Aglaozonia-Cutleria I. 404.
— Bangiaceae I. 529.
— Bryopsidaceae I. 303.

Vorkommen von Caulerpaceae I. 309.
— Charales I. 328.
— Chroolepidaceae I. 248.
— Cladophoraceae I. 255.
— Conjugatae I. 52.
— Cutleria-Aglaozonia I. 404.
— Dasycladaceae I. 273.
— Diatomeae I. 91.
— Dictyotaceae I. 480.
— Ectocarpaceae I. 350.
— Florideae I. 537.
— Fucaceae I. 489.
— Hydrurus I. 8.
— Laminariaceae I. 424.
— Prasiolaceae I. 209.
— Protococcaceae I. 170.
— Sphaeropleaceae I. 288.
— Tetrasporaceae I. 166.
— Ulvaceae I. 205.
— Volvocales I. 135.
Vortex viridis II. 367.
Vorticella II. 368.
— campanula II. 362.
— viridis II. 366.

Wasserbewegung II. 167.
Wasserfarbe, Wirkungen I. 196.
Wasserwechsel bei der Kultur von Algen II. 388.
Widerstandsfähigkeit gegen extreme Temperaturen II. 186.
Wilsonaea I. 619. II. 277.
Wirkung der Lichtunterschiede II. 192.
— der Wasserfarbe II. 196.
Woronina I. 324.
— dichotoma I. *322. 323.
Wrangelia I. 579. 580. 588. 589. 601. 607. 609. 659. 718. *719. 720. 723. 733. II. 277.
— penicillata I. *580.
Wrangeliaceae I. 718. 719.
Wrangelieae I. 579. 653.
Wrightiella I. 610.
Wundverschluß II. 241.
— bei Fucaceae I. 526.
Wurzelknöllchen der Characeae I. 337.
Wurzeln der Characeae I. 337.
Wysotzkia I. 11.
— biciliata I. *11.

X-, 2-x-Generation II. 273.
Xanthidium armatum I. *76.
Xanthodiscus I. 30. 32.
Xanthophyll II. 117. 119.
Xanthoria parietina II. 168.
Xiphophora I. 491. 496.
— Billardieri I. 527.

Zahl der Eier der Fucaceae I. 519. 520.
Zamia II. 43.
Zanardinia I. 396. 397. 399. 401. 464. 557. II. 293. 302.
— collaris I. 396. *397. 405. II. *294.
Zeit der Befruchtung II. 58.
Zellenbau der Bangiaceae I. 530.
— der Bryopsidaceae I. 304.
— der Chaetophoraceae I. 231.
— der Characeae I. 338.
— der Chromulina I. 7.
— der Chroolepidaceae I. 248.
— der Chrysomonadineae I. 5.
— der Cladophoraceae I. 261.
— der Codiaceae I. 291.
— der Dasycladaceae I. 273.
— der Dictyotaceae I. 485.
— der Ectocarpaceae I. 350.
— der Fucaceae I. 526.
— der Hydrodictyaceae I. 192.
— der Mesotaeniaceae I. 53.
— der Oedogoniaceae I. 213.
— der Sphacelariaceae I. 407.
— der Sphaeropleaceae I. 288.
Zellformen der Desmidiaceae I. 73.
Zellinhalt II. 87.
— der Bacillariaceae I. 116.
— der Chlamydomonadaceae I. 139.
— der Confervaceae I. 22.
— der Desmidiaceae I. 82.
— von Dimorpha I. 4.
— der Dinoflagellaten I. 44. 45.
— der Volvocaceae I. 153.
— der Zygnemaceae I. 59.
Zellkerne II. 89.
Zellsaft II. 128.
Zellteilung der Bacillariaceae I. 118.
— der Confervaceae I. 22.
— der Dinoflagellaten I. 47.
— der Oedogoniaceae I. 213.
— der Peridineae I. 47.
— der Zygnemaceae I. 60.
Zellwand II. 74.
— Gallerte II. 77.
— Incrustation II. 79.
— Membranwachstum II. 81.
— Mittellamelle II. 75.
— Plasmaverbindungen II. 75.
— Schichtung II. 74.
— Streifung II. 74.
— der Bacillariaceae I. 93. 102.
— der Chlamydomonaden I. 141.
— der Confervaceae I. 21. 22.
— der Desmidiaceae I. 75.
— der Diatomeae I. 93.
— der Dinoflagellaten I. 41.
— der Laminariaceae I. 454.
— der Zygnemaceae I. 58.
Zentralfadentypus I. 538. 569.
Zizyphus I. 250. II. *321.
Zonaria I. 485. 488. II. 22.
— variegata I. 489.
Zoochlorella I. 176. 191. II. 160. 267. 361. 364. 367. 374. 375. 395.
— conductrix II. 364.
Zoologische Station Neapel II. 376.
— — Rovigno II. 376.
Zoosporen der Chaetophoraceae I. 232.
— der Chlamydomonaden I. 141.
— der Oedogoniaceae I. 216.

Zoosporen von Vaucheria **I.** 320.
Zooxanthella **I.** 30. *31. 32. **II.** 6. 367. *368. 369.
Zostera **II.** 166. 177. 228. 313. *314.
Züchtung von Flechtenpilzen ohne Algen **II.** 356.
Zusammensetzung des Mediums **II.** 173.
— der Zellwände **II.** 78.
Zweigbildung der Sphacelarieae **I.** 411.
Zweikernige Zellen der Zygnemaceae **I.** 61.
Zwischenbänder der Bacillariaceae **I.** 103.
— der Diatomeae **I.** 103.
Zygnema **I.** 53. 55. 56. 58. 59. 61. 62. 65. 67. 68. 90. 91. 117. **II.** 68. 83. 84. *98. 104. 109. 117. 129. 142. *305. 342.
— cruciatum **II.** 129.
Zygnema pectinatum **I.** 62.
— purpureum **I.** 60.
Zygnemaceae **I.** 52. **56.** **II.** 8. 155. 224. 259. 270.
Zygnemeae **II.** 74. 76. 77.
Zygogonium **I.** 56. 60. 67. 68.
— didymum **I.** *66.
— ericetorum **I.** 62.
Zygophyceae **I.** **51.**
Zygosporen der Chlamydomonadaceae **I.** 147.
— der Desmidiaceae **I.** 87.
— der Zygnemaceae **I.** 69.
Zygoten der Hydrodictyaceae **I.** 195.
— der Mesotaeniaceae **I.** 54. 55.
— von Spirotaenia **I.** 55.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

E. STECHERT & Co.
(FRED HAENEL)

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
589.30L8 C002 V002
MORPHOLOGIE UND BIOLOGIE DER ALGEN JENA
3 0112 019183034